

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

RÉSILIENCE DE LA FORÊT BORÉALE À L'AMÉNAGEMENT FORESTIER :
INFLUENCE DE LA FERTILITÉ DES SOLS ET DE L'INTENSITÉ DE
L'AMÉNAGEMENT

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

GABRIEL BERNARD-LACAILLE

MAI 2016

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.07-2011). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

J'aimerais remercier mon directeur Daniel Kneeshaw pour son aide lors de l'élaboration de ce projet et surtout pour sa patience lors des mes nombreuses remises en question sur la pertinence de cette étude. Un autre merci à mon co-directeur, Alain Leduc, pour son soutien lors de ce travail, particulièrement lors de l'élaboration des analyses statistiques. Ces analyses ne seraient pas ce qu'elles sont sans ce gourou de statistiques. Un merci particulier à Louis Dumas pour l'aide sur la base de données et à Tembec pour l'avoir fourni. Merci également aux membres du labo Kneeshaw, Benoit Lafleur et les professionnels de recherche du CEF. Finalement, un grand merci à mes parents pour m'avoir soutenu financièrement lors de tout mon parcours scolaire, car la gratuité scolaire n'est, malheureusement, pas encore disponible au Québec. Le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie (CRSNG) et le Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies (FQRNT) ont fourni le financement pour ce projet.

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES	vi
LISTE DES TABLEAUX	vii
RÉSUMÉ	ix
INTRODUCTION	10
0.1 Le cycle adaptatif	11
0.2 Objectifs de l'étude	13
0.3 Facteurs influençant la résilience	15
0.3.1 Effets de la compétition	15
0.3.2 Effets de l'intensité de perturbation	16
0.3.3 Effets de la fertilité du sol	17
0.4 Grime ou Tilman ?	17
0.4.1 Relation entre la fertilité du sol et la compétition	17
CHAPITRE I	
RÉSILIENCE DE LA FORÊT BORÉALE À L'AMÉNAGEMENT FORESTIER	
INFLUENCE DE LA FERTILITÉ DES SOLS ET DE L'INTENSITÉ DE	
L'AMÉNAGEMENT.	
.....	21
1.1 Résumé	21
1.2 Introduction	22
1.3 Méthodes	28
1.3.1 Aire d'étude	28
1.3.2 Base de données	29
1.3.3 Évaluation de la résilience	30
1.3.4 Évaluation de la productivité du site	32
1.3.5 Analyses statistiques	36
1.4 Résultats	39

1.4.1 Stocking	39
1.4.1.1 Sapinière	39
1.4.2 Croissance	43
1.4.3 Sites à succès	49
1.4.4 Compétition	52
1.5 Discussion	52
1.5.1 Une forte fertilité peut diminuer la résilience d'un site après coupe	52
1.5.2 La résilience se maintient sur les sites peu fertiles	55
1.5.3 Le modèle pour la fertilité du sol n'est pas applicable en pessière	56
1.5.4 L'intensité de perturbation affecte la croissance peu importe la fertilité du dépôt	58
1.5.5 Conséquences pour la résilience	60
1.6 Conclusion	61
1.7 Remerciements	62
1.8 Références	62
APPENDICE A	69
APPENDICE B	70
CONCLUSION GÉNÉRALE	71
RÉFÉRENCES GÉNÉRALES	78

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
Figure 0.1 Les quatres phases du cycle adaptatif.....	14
Figure A.1 Localisation des grappes d'échantillonnage. Les grappes au nord sont dans la pessière à mousses et les grappes au sud dans la sapinière à bouleau blanc	69
Figure B.1 Disposition des microplacettes en grappes d'échantillonnage sur virée d'inventaire	70

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
Tableau 1.1 Regroupement des dépôts de surface et des classes de drainage pour créer des classes de fertilité de sol et leur distribution dans chaque région bioclimatique.....	31
Tableau 1.2 Pourcentage de sites stockés et de sites à succès par région bioclimatique.....	39
Tableau 1.3 Pourcentage de sites stockés pour chaque dépôt et chaque perturbation par région bioclimatique.....	40
Tableau 1.4 Déviance en sapinière de la fréquence de sites stockés selon le nombre de sites prévus	40
Tableau 1.5 Analyses bootstrap faites sur le stocking en sapinière et en pessière. Les coefficients de régression logistique pour chaque type de dépôts et de traitement sylvicole qui sont significatifs sont présentés. Les niveaux de référence pour la sapinière sont les ARM et les CPRS. En pessière, les niveaux de référence sont les HY et les CPRS.....	41
Tableau 1.6 Déviance en pessière de la fréquence de sites stockés selon le nombre de sites prévus	42
Tableau 1.7 Longueur moyenne des cinq derniers verticilles (cm) classées par espèce, type de perturbation et classe de fertilité dans le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleaux blancs	44
Tableau 1.8 Résultats des tests ANOVA pour la pessière et la sapinière pour les dépôts, les perturbations et leur interaction au niveau de la croissance.	45
Tableau 1.9 Croissance moyenne relative des arbres étudiés en pessière et en sapinière selon la perturbation et les dépôts de surface. Les lettres représentent les résultats de test de Tukey pour les perturbations et les signes > représente le résultat des tests de Tukey pour chaque dépôt selon la perturbation. =	47

Tableau 1.10	Longueur moyenne des cinq derniers verticilles (cm) classées par espèce, type de perturbation et classe de fertilité dans le domaine bioclimatique de la pessière à mousses.	48
Tableau 1.11	Analyses bootstrap faites sur les sites à succès en sapinière et en pessière. Les coefficients de régression logistique pour chaque type de dépôts et de traitement sylvicole qui sont significatifs sont présentés. Les niveaux de référence pour la sapinière sont les ARM et les CPRS. En pessière, les niveaux de référence sont les HY et les CPRS.	50
Tableau 1.12	Déviance en sapinière de la fréquence de sites à succès selon le nombre de sites prévus.	51
Tableau 1.13	Déviance en pessière de la fréquence de sites à succès selon le nombre de sites prévus.	51
Tableau 1.14	Pourcentage de sites bien stockés qui maintiennent une bonne croissance.	51
Tableau 1.15	Déviance pour les différents intervalles de pourcentage de recouvrement par région bioclimatique pour trois catégories de plantes problématiques.	52

RÉSUMÉ

Les écosystèmes produisent des services écosystémiques importants et il est suggéré, pour les préserver, de maintenir leur résilience. Les écosystèmes forestiers, comme la forêt boréale, sont exploités intensivement pour leur matière ligneuse. L'objectif de cette étude est de vérifier la résilience de la production de bois vis-à-vis la coupe forestière. La fertilité du sol devrait influencer la résilience, car elle affecte les dynamiques de réorganisation d'un écosystème et l'intensité de perturbation affecte les dynamiques végétales en libérant plus de ressources pour les compétiteurs. Nous pensons que la résilience sera plus faible sur les sols fertiles parce que ces derniers favorisent la compétition alors que la résilience devrait rester élevée sur les sols peu fertiles. Également, l'intensité de perturbation devrait diminuer la résilience des sites fertiles alors qu'elle ne devrait pas avoir d'effet dans les sols moins fertiles. Une base de données comprenant des relevés après coupe dans la forêt boréale du nord-ouest du Québec, en Abitibi-Témiscamingue, sera utilisée pour vérifier nos hypothèses et couvrira deux domaines bioclimatiques distincts, soit la sapinière à bouleaux blancs et la pessière à mousses. Elle contient des données sur la régénération de peuplements en réponse à des traitements sylvicoles. Le stocking sera utilisé pour vérifier le recrutement alors que la longueur des cinq derniers verticilles sera utilisée pour vérifier la croissance. Ces deux mesures seront combinés pour produire un indice de résilience. La fertilité du sol sera vérifiée en utilisant une combinaison de dépôts-drainage et l'intensité de perturbation sera basé sur l'intensité des traitements sylvicoles. Les sols les plus fertiles en sapinière produisent moins de sites bien stockés et cela mène ultimement à une baisse de la résilience. En pessière, la fertilité n'a pas d'effet et cela est dû aux différences dans les dynamiques entre la sapinière et la pessière. Une fertilité plus élevée promeut la compétition en sapinière alors que les espèces compétitives en pessière ne sont pas affecté par la fertilité. Dans les deux domaines bioclimatiques, l'aménagement le plus intensif cause une baisse de croissance. Cette baisse est particulièrement élevée en sapinière, ce qui suggère que la résilience associé à ce type d'aménagement est plutôt basse. Nos hypothèses sont validées en sapinière, mais réfutées en pessière. Cette étude démontre qu'il est donc possible d'utiliser la théorie de la résilience pour faire des recommandations à des aménagistes forestiers dans le but de maintenir la production de bois à long terme.

Mots-clés :

Résilience, Fertilité du sol, Compétition, Perturbation, Forêt boréale

INTRODUCTION

L'homme est de plus en plus reconnu comme une force majeure affectant la dynamique des écosystèmes tant à l'échelle locale qu'à l'échelle globale (Folke, 2006). La structure, la composition et la dynamique des écosystèmes sont inévitablement influencées par différentes activités anthropogéniques. De plus, il est également reconnu que les sociétés humaines et certains aspects de son économie dépendent de services produits par les écosystèmes (Millenium Ecosystem Assesment (MA), 2005). Il est donc primordial que la conservation de ces services soit la priorité des gens qui planifient l'exploitation de ressources naturelles. Ici, un service écologique est défini comme un bénéfice que la population humaine tire de l'écosystème (MA, 2005; Puerta-Pinero, 2011). On en distingue 4 catégories, soit des services d'approvisionnement, de régulation, de support ou de culture (MA, 2005). Les écosystèmes qui fournissent des services d'approvisionnement tel que la production de nourriture, d'eau ou de combustibles fossiles sont souvent aménagés de manière à maximiser la production (Holling et Meffe, 1996). Également, la plupart des écosystèmes qui sont aménagés de façon intensive ont été modifiés de manière à augmenter leur prévisibilité, leur productivité et leur stabilité (Folke *al.*, 2004). Or, on reconnaît maintenant que ce type d'aménagement diminue la variabilité naturelle d'un écosystème, ce qui peut entraîner des conséquences inattendues tels un échec de régénération, une perte de biodiversité ou des changements de la composition ou de la productivité de l'écosystème. D'après Holling et Meffe (1996), ceci serait la pathologie de l'aménagement des ressources naturelles. D'après eux, l'aménagement de ressources naturelles devrait plutôt promouvoir la variabilité des écosystèmes en conservant les processus écologiques clés

qui les définissent et qui gouvernent leur fonctionnement. L'objectif est de faire en sorte que l'écosystème conserve ses fonctions intrinsèques pour garantir à long terme une production de biens et services. Ainsi, il a été proposé récemment d'associer ce maintien des services écologiques au concept de résilience (Mäler *et al.*, 2008).

Le concept de résilience écologique fut d'abord proposé par Holling (1973) et se définit comme la capacité d'un système à se réorganiser en réponse à une perturbation tout en maintenant ses fonctions essentielles, ses structures, son identité et ses rétroactions (Holling 1973, Walker *et al.*, 2004). Cette définition de la résilience suppose l'existence d'états alternatifs où l'écosystème peut se transformer jusqu'au point où son fonctionnement et sa structure soient complètement changés (Walker *et al.*, 2004). Il y a donc perte ou modification de certains services écologiques lorsqu'un écosystème change d'état. Il est donc essentiel de maintenir la résilience des écosystèmes pour que ces derniers puissent continuer à produire des biens et des services (Havstad *et al.*, 2007). Par contre, plusieurs facteurs peuvent influencer la résilience étant donné que les dynamiques écologiques d'un écosystème varient beaucoup d'un endroit à l'autre (Mäler *et al.*, 2008). Pour ce faire, il a été suggéré de focaliser l'aménagement sur l'abondance et la performance d'un ESP (*ecosystem service provider*) (Kremen et Ostfeld, 2005). L'objectif est de maintenir cet ESP à un niveau qui assure la production du service écologique ciblé selon les dynamiques de l'écosystème cible. En utilisant cette approche, il est possible d'utiliser des outils écologiques pour identifier les variables environnementales qui affectent le maintien de l'ESP à préserver (Kremen et Ostfeld, 2005). Cela permettra de construire des plans d'aménagement optimaux qui devraient augmenter la résilience de l'écosystème.

0.1 Le cycle adaptatif

Pour parler de la résilience d'un écosystème et d'un ESP que ce dernier produit, il faut d'abord comprendre le fonctionnement d'un écosystème. En comprenant les

dynamiques qui dictent le comportement d'un écosystème, il sera donc possible d'identifier le moment où ce dernier est le plus vulnérable. Cela permet alors d'élaborer un plan pour mesurer la résilience de l'écosystème.

Une bonne démonstration du fonctionnement et de l'assemblage d'un écosystème selon la théorie de la résilience est celle du cycle adaptatif, car elle permet de les décrire et de les analyser (Walker *et al.*, 2004; Drever *et al.*, 2006). Selon ce modèle, les écosystèmes ne tendent pas simplement vers un état stable, mais suivent plutôt un cycle dynamique dans le temps (Gunderson, 2000). Le cycle adaptatif peut être divisé en 4 phases : La croissance et l'exploitation (r), la conservation (k), la libération (Ω) et la réorganisation (α) (Figure 0.1). La phase r et la phase k composent la partie avant de la boucle du cycle dont les dynamiques sont plus ou moins analogues à la succession écologique (Drever *et al.*, 2006). La phase r fait référence à l'accumulation rapide de biomasse et l'écosystème passe en phase k lorsque le taux d'accumulation de biomasse diminue en raison de l'atteinte des limites de croissance du système (Drever *et al.*, 2006). La phase k est éventuellement suivie de la phase Ω , où il s'y produit un effondrement chaotique de la biomasse accumulée par le système (Walker *et al.*, 2004). Immédiatement après la phase Ω , il y a la phase α dans laquelle le système se réorganise. La phase α peut être lente ou rapide et c'est durant cette phase que le système peut profiter de nouvelles opportunités. Ainsi, la phase α mène à la phase r , qui peut être semblable ou significativement différente de la phase r précédente (Walker *et al.*, 2004). En général, les phases Ω et α suivent une perturbation. Ainsi, il y a possibilité de perte de résilience écologique et de changements d'état de l'écosystème suite à une perturbation. Donc, selon le cycle adaptatif, la résilience écologique d'un système est augmentée si ce dernier, lors de la phase α , a plus de chance de se réorganiser dans la même phase r qu'auparavant.

Le moment où l'écosystème est susceptible de changer d'état est lors de la transition entre la phase Ω et la phase α (Drever *et al.*, 2006). Pour maintenir la résilience, on doit s'intéresser aux facteurs qui agissent ou influencent la phase de réorganisation de l'écosystème, car il apparaît que (1) les conditions initiales, c'est-à-dire les conditions présentes avant la perturbation et (2) l'intensité de la perturbation ont une grande influence sur la résilience d'un écosystème. Il est important d'évaluer la résilience par rapport à ces deux facteurs, car les conditions initiales telles que la composition d'espèce et les conditions abiotiques influencent la réorganisation lors de la phase α et une perturbation plus intense crée davantage d'opportunités qu'une perturbation moins intense lorsque le système se réorganise (Peterson *et al.*, 1998; Aerts, 1999; Rydgren *et al.*, 2004), notamment pour l'invasion d'espèces (Burke et Grime, 1996). L'invasion est définie comme étant l'établissement et la persistance d'espèces exotiques ou non-natives sur un site perturbé (Burke et Grime, 1996). L'assemblage de la communauté en réponse à une perturbation est donc d'une importance capitale pour le maintien de la résilience. En effet, en réponse à une perturbation et durant la phase α , de nouvelles voies de succession deviennent disponibles. Il y a alors une possibilité de retrouver de nouvelles interactions et de nouvelles compositions d'espèces qui définiront l'état subséquent de l'écosystème (Nyström *et al.*, 2000).

0.2 Objectifs de l'étude

L'objectif de cette étude est d'utiliser la théorie de la résilience et du cycle adaptatif pour identifier les facteurs qui permettrait de promouvoir le maintien de la production de matière ligneuse d'un écosystème forestier. La matière ligneuse est une matière première importante pour l'économie de plusieurs pays, notamment celle du Canada où elle représente 3 % du P.I.B. (Bogdanski, 2008). Le bois commercial est donc un ESP qu'il faut préserver. Dans les écosystèmes forestiers, la récolte de matière ligneuse (coupe) est une perturbation anthropogénique qui peut causer des dégâts. Il est donc essentiel de maintenir ce service écologique à long terme. C'est une des raisons pour

lesquelles la résilience des écosystèmes forestiers au Canada par rapport à la récolte de matière ligneuse est primordiale. La résilience de l'approvisionnement en matière ligneuse des écosystèmes forestiers envers les coupes n'est pas très haute, notamment dans le cas des échecs de régénération et de l'envahissement par des espèces indésirables. Il faut donc identifier à quel moment et pour quelles raisons l'écosystème est vulnérable.

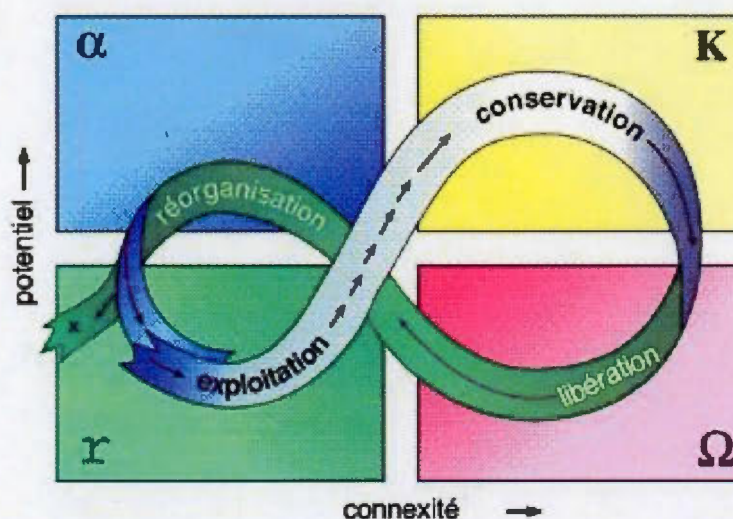


Figure 0.1 Les quatres phases du cycle adaptatif

Source : <http://asso-former.univ-rennes1.fr/ec/resilience/>

Selon le cycle adaptatif, la phase *r* et *k* dans un écosystème forestier correspondent plus ou moins à la succession écologique (Drever *et al.*, 2006). Ainsi, dans la phase *r*, le peuplement forestier croît et accumule de la biomasse de bois et dans la phase *k*, l'écosystème atteint sa limite et devient mature. En générale, c'est lors de la phase *k* qu'il y a une récolte de bois. Cela mène donc à la phase *Ω* qui correspond, dans notre étude, à la coupe forestière. C'est à ce moment que l'écosystème perd sa biomasse et entrera ensuite dans la phase de *α*, la phase la plus importante au niveau de la résilience. Dans les écosystèmes forestiers, la phase *α* se produit immédiatement après la coupe et

correspond à l'établissement de la régénération. Cette régénération est importante, car elle déterminera la composition future du peuplement et, par conséquent, si les espèces ayant une valeur commerciale sont présentes. Il faut donc connaître les facteurs qui peuvent influencer cette régénération à cette étape critique dans le cycle adaptatif.

Lors d'une coupe, il y a perturbation majeure puisque la majorité ou la totalité de la biomasse végétale est enlevée sur un site donné, ce qui cause des changements dans les relations compétitives entre les espèces puisqu'il y a relâchement des ressources ce qui crée des opportunités pour de nouvelles espèces (Hotes *et al.*, 2009; Pickett *et al.*, 2009). Des espèces plus compétitives peuvent alors profiter de cette nouvelle abondance en ressources pour s'établir et possiblement empêcher la régénération des arbres ayant une valeur commerciale. En empêchant l'établissement et la régénération des essences commerciales, ces espèces compétitives peuvent créer des changements d'état. Par contre, il est attendu que les dynamiques végétales soient plus rapides et conséquemment plus importantes sur des sols à haute valeur nutritive (sites fertiles) que sur des sols à faible valeur nutritive (sites de faible fertilité) (Aerts *et al.*, 1999; Pickett *et al.*, 2009). Ainsi, il semblerait que la résilience des écosystèmes forestiers en réponse à la coupe pourrait varier selon que les sites sont fertiles ou non. Il semble donc y avoir des facteurs externes qui peuvent influencer la résilience des écosystèmes forestiers suivant une perturbation.

0.3 Facteurs influençant la résilience

0.3.1 Effets de la compétition

En effet, en réponse à une perturbation et durant la phase α , de nouvelles voies de succession deviennent disponibles. Il y a alors une possibilité de retrouver de nouvelles interactions et de nouvelles compositions d'espèces qui définiront l'état subséquent de l'écosystème (Nyström *et al.*, 2000). En général, ces nouvelles possibilités de succession sont disponibles parce qu'il y a une plus grande accessibilité aux ressources

(Pickett *et al.*, 2009) La disponibilité de lumière ou des nutriments du sol peut augmenter (Hart et Chen, 2006) et l'invasion est alors favorisée. Ainsi, la compétition pour ces nouvelles ressources devient intense et il est possible que cela modifie la composition de la communauté de plantes (Inouye *et al.*, 1980; Goldberg, 1987) puisque la compétition peut avoir un effet important sur le taux de croissance, le métabolisme, la survie et le fitness des organismes (Welden et Slauson, 1986). Ainsi, ce qui définit la nouvelle composition de la communauté de plantes est le résultat des interactions compétitives entre les espèces tentant de coloniser le site perturbé lors de la phase α . Par ailleurs, il a été avancé que la suppression du couvert par des espèces indigènes était le facteur principal empêchant l'invasion de plantes et que le rôle de ce mécanisme dépend de la fertilité (Burke et Grime, 1996). Par conséquent, une perturbation induisant de nouvelles possibilités d'interactions compétitives en enlevant le couvert de plantes indigènes devrait être reliée à une baisse de résilience de l'écosystème. La compétition est donc déterminante pour la résilience d'un écosystème forestier puisque, en réponse à une perturbation, lors de la phase α , ce sont les interactions compétitives entre les espèces qui déterminent la composition de la communauté. Malgré cela, certaines perturbations restent plus intenses que d'autres.

0.3.2 Effets de l'intensité de perturbation

Évidemment, l'intensité de perturbation aura un effet sur la résilience étant donné qu'une plus forte perturbation modifiera plus un écosystème qu'une perturbation plus faible (Carpenter *et al.*, 2001). D'ailleurs, étant donné qu'une perturbation provoque des opportunités de réorganisation des relations compétitives en relâchant des ressources nutritives, une plus forte perturbation devrait relâcher plus de ressources et ainsi promouvoir les relations compétitives (Pickett *et al.*, 2009). En effet, si une plus grande quantité de nouvelles ressources deviennent disponibles en réponse à une perturbation, il y a plus de possibilités que de nouvelles espèces, ayant une haute habileté compétitive, viennent s'établir (Aerts, 1999).

0.3.3 Effets de la fertilité du sol

La compétition interspécifique dans les communautés des plantes dépend grandement de la disponibilité des nutriments dans le sol. Par exemple, lorsque les nutriments sont abondants, la compétition est surtout pour la lumière (Aerts, 1999). Les habitats fertiles sont donc souvent dominés par des espèces ayant un taux de croissance élevée étant donné que la lumière est une ressource unidirectionnelle (Aerts, 1999). Ces espèces assimilent rapidement les nutriments, ce qui leur confère un taux de croissance élevée. Par contre, il n'y a pas de consensus sur l'importance de la compétition lorsque la fertilité du sol est faible (Grace *et al.*, 1991; Aerts, 1999; Craine *et al.*, 2005). En effet, dans les habitats ayant une moindre fertilité, les plantes ne maximisent pas nécessairement l'assimilation des nutriments, mais misent plutôt sur des traits qui permettent la rétention de ceux-ci. L'importance de la compétition dans les environnements de faible fertilité devrait alors être plus faible puisque les traits qui permettent la survie sont basés sur la rétention et non l'assimilation des nutriments (Aerts, 1999). Par contre, parmi les théories qui tentent d'expliquer l'assemblage des communautés végétales, il y a un débat sur l'influence de la fertilité du sol sur les interactions compétitives. Cela est en fait un aspect central du débat (Grace, 1991; Craine, 2005; Grime, 2007; Tilman 2007; Craine, 2007) entre les théories de Grime (1977) et Tilman (1985).

0.4 Grime ou Tilman ?

0.4.1 Relation entre la fertilité du sol et la compétition

Une des différences qui existe entre la théorie de Grime et celle de Tilman est l'influence de la fertilité du site sur la compétition des plantes. En effet, d'après Grime, la compétition devrait avoir un effet négligeable sur les sites de faible fertilité et un effet important sur les sites fertiles (Craine, 2005). Même si la compétition est présente dans les communautés habitant les sites de faible fertilité, l'importance de celle-ci est

négligeable. En effet, c'est plutôt le stress abiotique qui affecte la composition de la communauté dans ces sites à faible fertilité (Grime, 2007). Par contre, sur des sols fertiles, la compétition est le facteur le plus important, car la dominance d'une espèce sera déterminée par un meilleur taux de croissance et donc une capacité de capture de nutriments plus élevée (Grace, 1991; Craine, 2005). Dans un autre ordre d'idées, la théorie de Tilman ne prévoit pas de différence entre les facteurs influençant les plantes sur sites fertiles et moins fertiles (Craine, 2005). En effet, Tilman affirme que les plantes compétitionnent pour les ressources en diminuant la quantité qui est disponible dans le sol pour les autres plantes. Alors, les plantes sont toujours en compétition pour les nutriments, peu importe la fertilité du site (Grace, 1991). Donc, d'après Tilman, la compétition sera aussi importante dans des sites peu fertiles que dans des sites fertiles (Grace, 1991). Dans notre étude, cette différence entre les deux théories ne devrait pas affecter l'influence de la fertilité pour la résilience. En effet, si on observe un effet de la fertilité suite à une coupe, ce sera à cause d'une compétition plus intense. Puisque les espèces les plus compétitives requièrent généralement le plus de ressources (Aerts, 1999), la compétition devrait toujours d'avérer plus importante sur les sols les plus fertiles.

En fin de compte, il est démontré que la résilience est un aspect important des écosystèmes forestiers aménagés pour leur approvisionnement en matière ligneuse. On veut maintenir la régénération en réponse à une coupe forestière de manière à assurer le rendement soutenu de la matière ligneuse. Selon le cycle adaptatif, un écosystème entre dans une phase de réorganisation suivant une perturbation (Drever *et al.*, 2006) et c'est lors de cette phase que le système peut changer d'état. En effet, en relâchant des ressources, la coupe forestière provoque un réarrangement des relations compétitives entre les espèces qui tentent de recoloniser le site. Il est donc important de connaître les facteurs qui pourraient influencer la réorganisation des écosystèmes forestiers. L'intensité de perturbation devrait ainsi affecter la résilience étant donné une

plus grande modification du système, ce qui crée plus d'opportunités pour les concurrents. Une plus grande fertilité du sol devrait promouvoir la concurrence, ce qui devrait être associé à une baisse de résilience.

CHAPITRE I

RÉSILIENCE DE LA FORÊT BORÉALE À L'AMÉNAGEMENT FORESTIER INFLUENCE DE LA FERTILITÉ DES SOLS ET DE L'INTENSITÉ DE L'AMÉNAGEMENT.

Gabriel Bernard- Lacaille, Daniel Kneeshaw et Alain Leduc

Centre d'étude de la forêt
Université du Québec à Montréal
141, Président-Kennedy, Montréal, Québec, Canada

1.1 Résumé

Les écosystèmes forestiers produisent du bois, un service écologique essentiel. Suivant une coupe, les écosystèmes entre dans une phase de réorganisation lors de l'établissement des espèces et cela peut affecter la résilience de ce service écologiques. Nous voulons vérifier si la résilience des écosystèmes forestiers change selon la fertilité du sol et l'intensité de l'aménagement suivant une coupe forestière. Nous pensons que la résilience diminue sur les sites à haute fertilité versus ceux de faible fertilité. Ensuite, nous pensons qu'une augmentation de l'intensité d'aménagement diminue la résilience sur les sites à haute fertilité et l'augmente sur les sites de faible fertilité. Une base de données d'inventaires après coupe dans la forêt boréale du nord-ouest du Québec pour environ 5000 sites de fertilité et d'intensité variables a été utilisée pour répondre à ces hypothèses. Ces sites sont répartis dans deux domaines bioclimatiques : la sapinière à bouleaux blancs et la pessière à mousses. La capacité de régénération de chaque site a été déterminée en utilisant le stocking et la croissance des essences à valeur commerciale. Ces deux mesures ont été combinées pour produire un indice de résilience nommé sites à succès. Une combinaison de dépôts-drainage est utilisée pour évaluer la fertilité et les traitements sylvicoles sont utilisés pour déterminer l'intensité de l'aménagement. Une analyse par bootstrap démontre que les stocking et les sites à succès diminuent dans les sites les plus fertiles en sapinière alors que la fertilité n'a pas d'effet significatif en pessière. La résilience est plus faible sur sites fertiles en sapinière. Une ANOVA démontre que le type d'aménagement le plus intensif, les plantations, cause une baisse de croissance sur toutes les fertilités de sol en sapinière et en pessière et cet effet est plus fort en sapinière. La résilience diminue alors en plantation. Les différences dans les résultats pour les deux domaines bioclimatiques sont attribuables aux différentes dynamiques de ceux-ci. Cela causent alors des différences dans les effets de la fertilité et de l'intensité de perturbation sur la végétation compétitrice et, ultimement, sur la résilience. Somme toute, cette étude montre qu'il est possible d'utiliser la théorie de la résilience pour évaluer un service écologique, mais qu'il est important de tenir compte des spécificités de chaque écosystème.

Mots-clés :

Fertilité du sol, Aménagement forestier, Forêt boréale, Résilience

1.2 Introduction

Historiquement, l'aménagement des ressources naturelles s'est fait de façon à optimiser et maximiser la production en contrôlant agressivement les écosystèmes qui produisent ces ressources selon la méthode « command & control » (Holling et Meffe, 1996). Par contre, il est maintenant reconnu que cette manière de procéder peut engendrer des conséquences inattendues sur les écosystèmes telles que l'effondrement soudain des ressources, la perte de biodiversité ou un changement d'état de l'écosystème (Holling et Meffe, 1996). De plus, tenter de tout contrôler coûte cher en termes d'énergie, de temps et d'argent, car il faut continuellement lutter contre la nature. Ainsi, il a été suggéré d'aménager les écosystèmes de manière à préserver leur résilience. Le concept de résilience écologique fut d'abord proposé par Holling (1973) et se définit comme la capacité d'un système à se réorganiser en réponse à une perturbation tout en maintenant ses fonctions essentielles, ses structures, son identité et ses rétroactions (Holling 1973, Walker *et al.*, 2004). Cette définition de la résilience suppose l'existence d'états alternatifs dans lesquels l'écosystème peut se transformer jusqu'au point où son fonctionnement et sa structure soient changés (Walker *et al.*, 2004). Il y a donc perte ou modification de certains services écologiques lorsqu'un écosystème change d'état. Il est donc possible d'utiliser et de promouvoir la résilience dans le but de conserver un service écologique ciblé (Kreman et Ostfeld, 2005; Havstad *et al.*, 2007).

Plus précisément, aménager pour la résilience signifie qu'il faut se concentrer sur certains processus importants des systèmes complexes pour bâtir des principes d'intervention qui améliorent la performance à long terme de ces systèmes en évitant de générer des états indésirables (Zellmer et Gunderson, 2009). L'emphasis est donc mise pour trouver un moyen de faire en sorte que l'aménagement pour une ressource naturelle soit durable (Benson et Garmestani, 2011). Par contre, tenter d'aménager des

écosystèmes pour une seule ressource peut s'avérer extrêmement hasardeux, car plusieurs facteurs peuvent influencer la résilience et les dynamiques écologiques d'un écosystème varient beaucoup d'un endroit à l'autre (Mäler, 2008). Pour ce faire, il a été suggéré de focaliser l'aménagement sur le maintien à long terme de l'abondance et la performance d'un ESP (*ecosystem service provider*) (Kremen et Ostfeld, 2005). En utilisant cette approche, il est possible d'utiliser des outils écologiques pour identifier les variables environnementales qui affectent le maintien de l'ESP (Kremen et Ostfeld, 2005). Cela permettra de construire des plans d'aménagement optimaux qui devraient permettre d'augmenter la résilience de l'écosystème.

Par contre, mesurer précisément la résilience d'un écosystème pose plusieurs défis. En effet, il est difficile de mesurer le seuil de transition qu'un écosystème doit franchir avant de tomber dans un état indésirable. Souvent, le seul moyen de connaître ce seuil est de le franchir. Alors des inférences indirectes sur la résilience sont souvent l'unique méthode pour évaluer celle-ci (Carpenter *et al.*, 2005). Il est donc impératif d'utiliser des indicateurs pour évaluer la résilience (Bennet *et al.*, 2005). D'abord, il faut identifier quels aspects de l'écosystème devraient être résilients et envers quels changements ils devraient pouvoir maintenir sa résilience. Ici, on veut maintenir la production d'une ressource naturelle donnée. Ainsi, l'objectif est que l'écosystème maintienne son potentiel de production de ressource naturelle vis-à-vis les différentes perturbations pouvant lui être appliqués. Ensuite, dans le but de maintenir l'état que l'on veut, il faut identifier les éléments qui peuvent causer un changement d'état. En général, c'est la perturbation provoquée par l'extraction de la ressource naturelle qui cause des changements dans l'écosystème aménagé. Il est donc primordial d'identifier les mécanismes écologiques qui peuvent promouvoir ces changements en focalisant sur l'ESP qui nous intéresse (Kremen et Ostfeld, 2005; Bennet *et al.*, 2005). L'objectif de cette étude est d'utiliser la théorie de la résilience pour identifier les facteurs qui

permettrait de promouvoir le maintien de la production de matière ligneuse d'un écosystème forestier.

Dans le cas des écosystèmes forestiers, la récolte de matière ligneuse (coupe) est une perturbation anthropique qui peut causer des modifications du milieu, mais qui produit un service écologique essentiel. En effet, la matière ligneuse est une matière première importante pour l'économie de plusieurs pays, notamment celle du Canada où elle représente 3 % du P.I.B. (Bogdanski, 2008). La résilience de la production commerciale de matière ligneuse des écosystèmes forestiers envers les coupes n'est pas assurée, notamment dans le cas des échecs de régénération et de l'envahissement par des espèces indésirables. En effet, lors d'une coupe, il y a perturbation majeure puisque la majorité ou la totalité de la biomasse végétale est enlevée sur un site donné et cela peut causer un envahissement par des espèces n'ayant pas de valeur commerciale (Harvey *et al.*, 1995; Harvey *et al.*, 2002; Balandier *et al.*, 2006; Drever *et al.*, 2006). Ainsi, la possibilité d'un changement de composition lors de la régénération de la forêt demeure une menace importante pour la résilience des forêts coupées.

Aménager la forêt pour sa résilience veut donc dire de maintenir l'écosystème dans un état désirable d'un point de vue anthropique tout en maintenant son intégrité écologique. Ainsi, la première étape consiste à déterminer la résilience de quoi envers quoi que nous désirons vérifier. Il faut identifier le ou les état(s) désirés et l'échelle spatiale du système à l'étude (Carpenter *et al.*, 2001). En d'autres termes, la résilience de quoi allons-nous vérifier ? Ensuite, il faut déterminer quelles sont les perturbations qui affectent le système (Carpenter *et al.*, 2001). Donc, la résilience envers quoi ? Dans cette étude, le but est de vérifier la résilience d'un peuplement forestier (échelle spatiale) commercialement productif (état stable désiré) à la coupe forestière (perturbation). Ainsi, la résilience dans ce projet sera définie comme le maintien de la production en matière ligneuse d'un site suite à une intervention sylvicole. Un site sera

donc considéré non-résilient s'il a perdu sa capacité de fournir de la matière ligneuse des espèces désirées pour une récolte subséquente. L'ESP étudié sera donc la productivité des essences ligneuses à valeur commerciale en forêt boréale. Nous avons donc déterminé précisément quels aspects pour lesquels nous voulons maintenir la résilience. Il faut maintenant connaître ce qui peut causer une perte de résilience et quels sont les facteurs qui influencent celle-ci.

En réponse à une perturbation, de nouvelles voies de succession deviennent disponibles. Ainsi, il y a une possibilité de retrouver de nouvelles interactions et de nouvelles compositions d'espèces qui définiront l'état subséquent de l'écosystème (Nyström *et al.*, 2000). Ces nouvelles possibilités de succession sont disponibles parce qu'il y a une plus grande accessibilité aux ressources (Pickett *et al.*, 2009). En effet, en réponse à une perturbation, la disponibilité de lumière ou des nutriments du sol peut augmenter (Hart et Chen, 2006). L'invasion est alors favorisée. Ainsi, la compétition pour ces nouvelles ressources devient intense et il est possible que cela modifie la composition de la communauté de plantes (Inouye *et al.*, 1980; Goldberg, 1987) puisque la compétition peut avoir un effet important sur le taux de croissance, le métabolisme, la survie et le fitness des organismes (Welden et Slauson, 1986). Ainsi, ce qui définit la nouvelle composition de la communauté de plantes est le résultat des interactions compétitives entre les espèces tentant de coloniser le site perturbé. La compétition peut donc être considérée comme le mécanisme qui peut provoquer une perte de résilience en écosystème forestier. Pour connaître ce qui affecte la résilience d'un écosystème forestier, il faut donc connaître les facteurs qui influencent ce réarrangement d'interactions compétitives suite à une perturbation.

La compétition interspécifique dans les communautés des plantes dépend grandement de la disponibilité des nutriments dans le sol. Par exemple, lorsque les nutriments sont abondants, la compétition est surtout pour la lumière et l'espace (Aerts, 1999). Les

habitats fertiles sont donc souvent dominés par des espèces ayant un taux de croissance élevée étant donné que la lumière est une ressource unidirectionnelle (Aerts, 1999). Ces espèces assimilent rapidement les nutriments, ce qui leur confère un taux de croissance élevée. Par contre, il n'y a pas de consensus sur l'importance de la compétition lorsque la fertilité du sol est faible (Grace *et al.*, 1991; Aerts, 1999; Craine *et al.*, 2005). En effet, dans les habitats ayant une moindre fertilité, les plantes ne maximisent pas nécessairement l'assimilation des nutriments, mais misent plutôt sur des traits qui permettent la rétention de ceux-ci (Grime, 1977). L'importance de la compétition dans les environnements de faible fertilité devrait alors être plus faible puisque les traits qui permettent la survie sont basés sur la rétention et non l'assimilation des nutriments (Aerts, 1999). Ainsi, il apparaît que les sols fertiles pourraient favoriser un changement d'état suite à une perturbation comparativement aux sols moins fertiles. Il est donc apparent que la fertilité du sol joue un rôle important dans la résilience d'un écosystème forestier puisqu'elle joue un rôle important lors de l'établissement des espèces suite à une perturbation.

Par contre, d'autres facteurs pourraient modifier l'influence de la fertilité du sol sur l'établissement des espèces. Évidemment, l'intensité de perturbation aura un effet sur la résilience étant donné qu'une plus grande perturbation modifie davantage un écosystème qu'une perturbation plus petite (Carpenter *et al.*, 2001). D'ailleurs, étant donné qu'une perturbation provoque des opportunités de réorganisation des relations compétitives en relâchant des ressources nutritives, une plus grande perturbation devrait relâcher plus de ressources et ainsi promouvoir la compétition (Pickett *et al.*, 2009). Par contre, sur des sites peu fertiles, une plus grande perturbation ne devrait pas avoir d'effet sur la composition végétale étant donné que la compétition n'est pas une force majeure influençant les dynamiques des sites peu fertiles (Craine, 2005). Ainsi, une plus grande perturbation serait plus susceptible de causer un changement dans la communauté végétale si la fertilité du site est assez élevée. Ce phénomène devrait

accentuer la possibilité de changement de composition sur des sites fertiles puisque ces derniers sont déjà plus vulnérables à un changement de composition de la communauté végétale. Somme toute, il apparaît que la fertilité du sol et l'intensité de perturbation jouent un rôle important lors de la régénération d'un écosystème forestier puisqu'ils influencent les relations compétitives entre les espèces.

L'objectif de cette étude est d'utiliser la théorie de la résilience pour identifier les facteurs qui permettraient de promouvoir le maintien de la production de matière ligneuse d'un écosystème forestier. Pour ce faire, des peuplements provenant de la forêt boréale seront analysés en fonction de la fertilité de leur sol et de l'intensité du traitement sylvicole appliqué à chaque site. Une large aire d'étude sera utilisée dans le but de couvrir deux régions distinctes qui pourraient être considérées comme deux écosystèmes différents. Ceci permettra de vérifier si nos hypothèses peuvent s'appliquer dans deux forêts différentes. Pour vérifier la fertilité du sol, différents types de dépôts de surface seront comparés puisque ces derniers s'avèrent de bons indicateurs de fertilité (Michel, 2010). Ensuite, les différents types de traitements sylvicoles appliqués aux sites serviront d'indicateurs pour l'intensité de perturbation. Pour vérifier si les sites sont résilients, ces derniers se verront assignés un indice précoce de la production forestière. Cet indice sera produit en utilisant le stocking et la croissance des essences à valeur commerciales sur chaque site. Ainsi, en identifiant les dépôts de surface et les traitements sylvicoles qui favorisent un maintien de la résilience de la production de matière ligneuse, il sera possible de faire des recommandations aux aménagistes forestiers pour qu'ils puissent sélectionner les sites qui auront le plus de chance de maintenir une production de matière ligneuse et donc favoriser la résilience de l'ESP.

Plus précisément, nous pensons que les sites avec une fertilité de sol élevée seront moins résilients que les sites avec une faible fertilité de sol étant donné que les sols

fertiles favorisent plus la compétition que les sols de faibles fertilités. Ceci est dû à une plus grande disponibilité de ressources sur les sites fertiles que les sites moins fertiles (Aerts, 1999). Par contre, nous croyons également que sur les sites fertiles seront affectés positivement par une intensité de perturbation plus élevée. Ainsi, nous pensons que, pour des sites fertiles, une plus grande intensité de traitement causera une baisse de la résilience de ce dernier puisque les plus grandes perturbations libèrent plus de ressources ce qui promeut davantage la compétition. À l'inverse, nous pensons que les sites peu fertiles ne seront pas influencés par l'intensité de perturbation. Somme toute, les sites fertiles et hautement perturbés devraient avoir la plus faible résilience alors que les sites de faibles fertilités auraient la meilleure résilience et ne serait pas affectés par l'intensité de perturbation.

1.3 Méthodes

1.3.1 Aire d'étude

Les sites étudiés sont situés dans la forêt boréale au nord-ouest du Québec ($47^{\circ}35' \text{ N} - 50^{\circ}10' \text{ N}$; $78^{\circ}08' \text{ W} - 79^{\circ}34' \text{ W}$) et la majorité des sites se retrouvent dans les domaines bioclimatiques de la sapinière à bouleaux blancs de l'ouest (dorénavant, sapinière) et la pessière à mousses de l'ouest (dorénavant, pessière). Les caractéristiques physiques du milieu ainsi que la végétation diffèrent entre la sapinière et la pessière. La sapinière, située au sud, a un climat plus clément que celui de la pessière, située au nord. D'ailleurs, une certaine partie de l'aire d'étude, dans la pessière, est située dans la ceinture d'argile qui est constituée de dépôts argileux résultant du lac proglaciaire Ojibway (Veillette, 1994). Une autre partie est située sur le till de Cochrane qui est défini comme un till très compact constitué d'argile et de gravier provoqué par une avancée glaciaire tardive il y a 8000 ans (Veillette, 1994). Dans la sapinière, il existe plusieurs types forestiers dominés par des essences de lumière ou tolérantes à l'ombre

ou d'un mélange des deux. Malgré tout, les peuplements de fin de succession sont généralement dominés par le sapin baumier (*Abies balsamea*) (Saucier *et al.*, 2009). Dans la pessière, les peuplements forestiers sont surtout dominés par l'épinette noire (*Picea mariana*) qui forme des peuplements monospécifiques sur presque tous les types de dépôts de surface (Saucier *et al.*, 2009). Les essences d'arbres présentes sur l'aire d'étude sont nombreuses, les plus importantes étant l'épinette noire (*Picea mariana*), l'épinette blanche (*Picea glauca*), le sapin baumier (*Abies balsamea*), le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*), le bouleau blanc (*Betula papyrifera*), le pin gris (*Pinus banksiana*), le mélèze laricin (*Larix laricina*). La distribution de différentes grappes d'échantillonnage au travers des deux domaines bioclimatiques est présentée à l'appendice A (Figure A.1). Puisque les deux domaines bioclimatiques comportent certaines différences, des analyses indépendantes seront effectuées sur chacun de ceux-ci.

1.3.2 Base de données

Les données utilisées dans cette étude proviennent de suivis de traitements sylvicoles effectuées par la compagnie Tembec, de 1997 à 2007. Ces inventaires, instaurés en 1989 par le Ministère des Ressources naturelles (MRNF), avaient pour but d'améliorer les connaissances sur les strates inférieures à 7 m pour perfectionner le calcul de la possibilité forestière (MRNF, 2000). Ces suivis devaient être effectués une fois par site, environ 8 ans après une intervention sylvicole. En réalité, seuls les sites ayant été inventoriés 7 à 10 ans après coupe ont été retenus. Ces inventaires, distribués dans la sapinière et la pessière, ont été regroupés en une base de données. Les données sont récoltées le long d'une virée d'inventaire où un nombre variable de grappes géoréférenciées sont localisées. Dans ces grappes, 10 microplacettes de 1.13 m² sont espacées minimalement de 5 m (Appendice B, Figure B.1) et sont ensuite échantillonnées. La présence d'essences commerciales d'avenir est notée et dénombrée et ces données permettent de calculer le stocking et la densité des essences

commerciales. Le recouvrement en pourcentage des essences non commerciales est également estimé. Une étude plus approfondie de certains arbres est également effectuée. La hauteur totale de la tige et la longueur des 5 derniers verticilles sont mesurées, ce qui permet de mesurer la croissance. Certaines caractéristiques du site sont également recueillies comme le dépôt de surface, le drainage, le type de coupe effectuée, l'année de coupe et l'année de l'inventaire. Ces caractéristiques servent à comparer les sites pour tester les hypothèses sur la fertilité du sol et l'intensité de perturbation. Dans la base de données, certains sites ne contenaient pas toutes ces informations et ont dû être retirées de la base de données. Sur 14729 grappes, 5234 ont été retenues pour cette étude, car seulement ces dernières contenaient toutes les informations nécessaires.

1.3.3 Évaluation de la résilience

1.3.3.1 Fertilité du sol

Cette étude veut vérifier s'il existe des différences dans l'établissement et la croissance des semis de résineux en fonction du type de traitement sylvicole et du dépôt de surface. Ainsi, en utilisant différents types de traitements sylvicoles et de dépôts de surface, il est possible d'analyser des effets de l'intensité de perturbation et de la fertilité du sol pourraient avoir sur l'établissement et la croissance des semis de résineux. Pour évaluer la fertilité du sol, nous avons utilisé une combinaison du dépôt de surface (Hamel *et al.* 2004; Pinno *et al.*, 2009; Michel, 2010) et du drainage (Fisher et Binkley, 2000; Michel, 2010), car ces derniers reflètent la fertilité du sol. Les dépôts de surface influencent la profondeur du sol, la pierrosité et la texture de sol qui sont trois variables importantes du pool de nutriments disponibles ou du volume de sol accessible aux racines (Michel, 2010). Il est donc possible de regrouper les dépôts de surface selon leur texture et leur profondeur de sol de manière à évaluer leur fertilité. Les dépôts à texture fine sont les plus productifs, suivi des dépôts à texture moyenne, des dépôts

grossiers, des dépôts minces et des dépôts rocaillieux (Michel, 2010). Les dépôts organiques sont considérés comme des dépôts peu productifs (Bormann et Sidle, 1990) et seront joints aux dépôts ayant un mauvais drainage pour former une catégorie de sols hydromorphes. Les différents types de dépôts de surface utilisés proviennent des cartes écoforestières du MRN, mais étaient déjà intégrés dans la base de données provenant de Tembec. Dans un autre ordre d'idées, un faible drainage peut limiter l'accès aux nutriments, réduire la quantité de nutriments disponibles et baisser le taux de décomposition de la matière organique. Aussi, un drainage excessif peut causer un manque d'eau ou un lessivage important des nutriments (Fisher et Binkley, 2000). Les sites ayant un drainage modéré auront donc une plus grande fertilité que les sites excessivement drainés ou mal drainés (Michel, 2010). En créant des classes de dépôts-drainage, il sera possible de créer différentes classes de fertilité, ce qui permettra d'utiliser cette variable pour répondre aux hypothèses émises concernant la fertilité de sol (Tableau 1.1).

Tableau 1.1 Regroupement des dépôts de surface et des classes de drainage pour créer des classes de fertilité de sol et leur distribution dans chaque région bioclimatique

Classe	Abbréviation	Fertilité	Dépôt de surface	Drainage	<i>n</i> Sapinière	<i>n</i> Pessière
Sables	SA	Faible	2A; 4GS; 9A	Mésique	110	103
Rocs et sols peu profonds	RO	Faible	1AM; R; R1A; R4GA ; R7T	Mésique et subhydrique	271	40
Sols hydromorphes	HY	Faible	1A; 1AA; 4GA; R1A; R7T; 7E; 7T; 7TY	Hydrique	316	1077
Argiles subhydriques	ARS	Faible	4GA	Subhydrique	526	1161
Tills mésiques	TIM	Élevé	1A; 1AY	Mésique	805	36
Argiles mésiques	ARM	Élevé	4GA	Mésique	445	344

1.3.3.2 Intensité de perturbation

L'intensité de perturbation est déterminée en associant un degré d'intensité au traitement sylvicole effectué sur le site. Il y a trois traitements sylvicoles qui seront retenus pour ce projet, soit la coupe avec protection de la régénération et de sols (CPRS), la coupe totale (CT) et la plantation (PL). La CT est définie comme la récolte entière du peuplement en une opération où la régénération du peuplement sera assurée de façon naturelle par les peuplements adjacents ou par les arbres ayant été coupés (Keenan et Kimmins, 1993). La CPRS implique également un retrait de la quasi-totalité des arbres du peuplement, mais cherche à minimiser son impact sur le sol et la régénération préexistante (Doucet *et al.*, 2009). En effet, les réglementations concernant les CPRS stipulent que la machinerie utilisée lors de la récolte ne doit pas couvrir plus de 33 % (25 % depuis 2001) de la surface de parterre (Harvey et Brais, 2002). En comparaison, la coupe à blanc n'impose aucune restriction quant aux mouvements de la machinerie sur le parterre de coupe. Par conséquent, les CT réduisent la régénération préétablie et le compactage du sol peut avoir alors un effet négatif sur la croissance des jeunes plantes (Keenan et Kimmins, 1993). Alors, la CT est considérée comme une perturbation plus intense que la CPRS. Les PL sont des perturbations plus intenses que la CT ou la CPRS, car elles impliquent une intervention supplémentaire suite au retrait de la matière ligneuse d'un site. En effet, les plantations sont précédées d'une préparation de terrain supplémentaire en plus de la mise en terre de semis. Ces deux étapes contribuent à modifier le milieu davantage. Ainsi, les PL sont considérées comme plus intenses que les CT qui sont plus intenses que les CPRS.

1.3.4 Évaluation de la productivité du site

L'établissement des semis et leur croissance subséquente sont des éléments importants pour vérifier la résilience d'un peuplement suite à une coupe. En effet, en vérifiant l'établissement et la croissance, il sera possible de se prononcer sur les chances de régénération du peuplement sous deux angles différents.

1.3.4.1 Stocking

Plus précisément, l'établissement sera vérifié en regardant le stocking qui mesure la quantité de semis établis sur un espace donné en plus de s'assurer que cette quantité est bien répartie pour assurer une régénération adéquate. Les données sur la présence et le dénombrement de tiges d'essences commerciales sont assez précises pour permettre le calcul du stocking. Le stocking est une mesure de la quantité et de la répartition de la régénération qui peut être exprimée selon différentes unités de mesure (Farnden, 2010). Généralement, le stocking est défini comme la proportion d'arbres présents dans une surface donnée relativement à une surface totale exprimée en pourcentage (Chen et Wang, 2006). Dans les 10 microplacettes, la présence de chaque espèce d'arbre est notée. Il est donc possible de calculer le stocking à l'aide de la base de données. Le stocking, même s'il est critiqué par certains (Chen et Wang, 2006), donne généralement une bonne idée de la future récolte de matière ligneuse sur un site donné (Farnden, 2010). Un seuil de 60% de stocking est considéré comme suffisant pour supposer que le peuplement sera productif dans le futur (Greene *et al.*, 2002) et est utilisé par le MRNF pour des quadrats de 4m².

1.3.4.2 Croissance

Par contre, dans une perspective de résilience de la productivité d'essences commerciales, l'établissement n'est pas le seul mécanisme qui est important. Même s'il a été démontré que le stocking peut permettre de prévoir la récolte future d'un peuplement, nous pensons qu'il est important de connaître la croissance des semis. En effet, il est fort possible que la vérification du stocking sans tenir compte de la croissance de la régénération ne permet pas de prévoir la récolte future du peuplement et le temps de révolution (Chen et Wang, 2006). En vérifiant les effets de la fertilité et de l'intensité de perturbation sur la croissance des semis, nous aurons une meilleure idée des dynamiques de compétition après coupe. D'après les normes de relevés

d'inventaires du MRN (MRNF, 2000), 3 tiges représentatives de chaque grappe d'échantillonnage sont choisies pour une étude plus approfondie. Dans la base de données, chaque grappe contient de 2 à 4 de ces arbres études. La croissance sera évaluée en évaluant la longueur des 5 derniers verticilles de la tige (MRNF, 2000), car la croissance des 5 dernières années de semis d'arbre est utilisée pour évaluer la remise en production de certaines stations (Prévoist et Dumais, 2003). De surcroît, les 5 derniers verticilles sont utilisés afin de s'assurer que les effets de croissance observés soient reliés à l'intervention sylvicole et non à la taille de semis avant la perturbation. Dans l'étude, les tiges qui nous intéressent sont celles avec une valeur commerciale, soient les conifères ou plus précisément, les essences appartenant au groupe SEPM (Sapins, Épinette, Pins, Mélèzes). Plus spécifiquement, les épinettes noires, les épinettes blanches, les pins gris, les sapins baumiers et les mélèzes laricins. Ainsi, dans les analyses, seules les tiges de conifères seront retenues. Par contre, certaines espèces de conifères poussent plus rapidement et plus vigoureusement que d'autres. Il a donc fallu transformer les données de croissance pour permettre la comparaison de données de différentes espèces. Pour ce faire, pour chaque espèce, dans chacun des deux domaines bioclimatiques, les mesures des 5 derniers verticilles ont été recentrée sur la moyenne selon la formule de Ruel : $(\text{Croissance observé} - \text{Croissance moyenne}) / \text{Croissance moyenne}$ (Ruel *et al.*, 2004). Selon cette formule, une valeur de zéro signifie que la mesure est égale à la moyenne et une valeur négative est en dessous de la moyenne alors qu'une valeur positive est au-dessus de la moyenne. Une fois les données recentrées pour chaque espèce, il devient possible de les regrouper ensemble pour obtenir une moyenne de croissance pour chaque grappe. Une évaluation a été faite pour s'assurer que l'effet taille de la tige et l'âge du parterre de coupe n'était pas significatif.

1.3.4.3 Site à succès

Lorsqu'on veut parler de résilience et du maintien de la productivité forestière commerciale, il faut tenir compte de l'établissement et de la croissance. En effet, même si certains affirment que le stocking est suffisant pour prédire la régénération d'un peuplement (Feng *et al.*, 2006; Farnden, 2010) d'autres auteurs affirment qu'il faut connaître la croissance des semis, car un bon stocking peut quand même mener à un échec de régénération si la compétition est trop forte (Chen et Wang, 2006). Alors, il devient essentiel de regarder si les sites qui maintiennent un bon stocking maintiennent également une bonne croissance. Pour simplifier la discussion, ces sites seront nommés sites à succès. C'est à la lumière de la combinaison de ces deux mesures que des conclusions sur la résilience des sites pourront être faites. Pour vérifier les effets de la fertilité et l'intensité de perturbation, les sites étaient considérés comme des sites à succès lorsque le stocking est égale ou supérieur à 60% et la croissance moyenne des arbres étudiés était égale ou supérieure au 50^{ième} percentile de croissance pour l'espèce et le domaine bioclimatique donné. Un autre facteur intéressant à regarder lorsqu'on combine la croissance et le stocking est de vérifier le pourcentage de sites avec un bon stocking qui maintiennent une bonne croissance. Pour ce faire, on prend le nombre de site bien stocké et on fait le pourcentage de ceux qui ont également une bonne croissance. Cela permettra de distinguer quels types de sites maintiennent une bonne croissance lorsqu'ils sont bien stockés.

1.3.4.4 Compétition

Un autre aspect important pour cette étude est de connaître quels types de végétation compétitive se retrouvent dans chacun des deux domaines bioclimatiques. Pour ce faire, nous avons retenus trois types de regroupements d'essence qui pourraient avoir un effet important sur la régénération soit les arbustes, les éricacées et les sphaignes. Les arbustes ont été choisis, car c'est un regroupement d'essences qui seraient considérées rudérales et compétitrices selon la théorie des stratégies de vie CSR de Grime (Grime, 1977). Selon cette théorie, les essences compétitrices sont des plantes

qui poussent rapidement, ont une grande productivité et sont donc d'excellents compétiteurs après une perturbation. Les rudérales sont des essences qui se reproduisent rapidement après une perturbation et qui assimilent rapidement les nutriments dans le sol. Les éricacées ont été choisies parce qu'elles ne sont pas considérées comme compétitrice selon la théorie CSR. Par contre, il a été démontré que ces essences peuvent diminuer la croissance des SEPM (Malik, 1999). Les sphaignes sont considérées parce qu'elles sont associées à la paludification et il a été démontré que ce phénomène peut diminuer la productivité d'un peuplement (Simard *et al.*, 2007). Pour qu'un de ces trois groupes domine un site, il doit avoir un pourcentage de recouvrement supérieur à 50%. Pour vérifier si ces essences sont plus dominantes en pessière ou en sapinière, un tableau de déviance a été utilisé. Le tableau de déviance permet de savoir laquelle des deux régions a le plus de sites à problème en vérifiant la distribution relative de ceux-ci entre ces deux domaines bioclimatiques.

1.3.5 Analyses statistiques

1.3.5.1 Analyses de variance

Des analyses de variances (ANOVA) ont été effectuées pour mesurer l'effet des dépôts de surface, du traitement sylvicole et de leur interaction sur la croissance. Ces analyses ont été faites séparément pour chaque domaine bioclimatique. L'homogénéité des variances a été respectée en transformant les valeurs de croissance relative selon la formule trigonométrique $\arcsin(\sqrt{x})$. Pour ce faire, les valeurs de pourcentage ont dû être transformées en proportion et il a fallu utiliser des valeurs absolues pour les valeurs négatives. Puisque ces valeurs sont un pourcentage d'écart à la moyenne, les valeurs absolues transformées ont pu être retransformées en valeur négatives suivant les transformations trigonométriques. Ensuite, lorsque les interactions étaient significatives, les moyennes ont été comparées en utilisant un test *a posteriori* de Tukey. Un tableau de croissance relative à la moyenne de chaque dépôt est présentée

selon les trois types de perturbation. Ceci permet de comparer la performance de croissance de chaque dépôt selon le type de traitement sylvicole. Les ANOVAS ont été effectuées à l'aide du programme JMP 10.

1.3.5.2 Modèles logistiques

Pour évaluer les effets de la fertilité du sol et de l'intensité de perturbation sur le stocking, nous avons créé un modèle logistique utilisant comme effets fixes le type de dépôt-drainage et le type de traitement sylvicole. Le type de peuplement n'a pas été inclus dans la régression, car ces derniers étaient assez variables pour ne pas être considéré comme un effet aléatoire. La variable réponse est le succès ou l'échec d'un site selon le stocking, dont le seuil est fixé à 60%. Ainsi, la probabilité qu'un site i soit bien stocké (y_i) est défini selon la fonction : $\log(y_i/1-y_i) = B_0 + d_i B_1 + p_i B_2$ où d_i indique le dépôt-drainage du site et p_i représente le traitement sylvicole du site. Chaque analyse a été effectuée indépendamment pour la sapinière et la pessière. Une ANOVA a été utilisée pour comparer les modèles avec interactions avec ceux sans interaction pour s'assurer que celles-ci sont significatives. Lorsque les interactions sont non-significatives, ces données ne sont pas présentées.

Étant donné que les variables indépendantes du modèle sont catégoriques, il faut établir des niveaux de référence pour lesquelles chaque catégorie sera comparée. En sapinière, le niveau de référence pour le dépôt-drainage est les argiles mésiques et la CPRS pour le traitement sylvicole. En pessière, les niveaux de référence sont les sols hydromorphes et la CPRS. Les niveaux de références sont choisis en fonction de leur effectif et pour faciliter une interprétation biologique. En sapinière, le dépôt le plus fertile a été choisi, car il est attendu que ce dépôt devrait causer le plus de problème. En pessière, les dynamiques sont différentes et il y a beaucoup plus de sols hydromorphes et d'argiles subhydriques que d'autres dépôts (Tableau). Pour cette raison, il était plus préférable de choisir un de ces deux dépôts. Les sols hydromorphes ont été choisis, car

ils constituent un dépôt très peu fertile, ce qui facilite les comparaisons contrairement aux argiles subhydriques qui sont de fertilité modérée. L'objectif de cette régression n'est pas d'effectuer des prévisions précises sur le stocking qu'on pourrait retrouver sur un site i , mais de déterminer les tendances de chaque dépôt-drainage et de chaque traitement sylvicole sur ce dernier, ce qui permet de vérifier la résilience selon ces facteurs. Ainsi, la *p-value* de chaque coefficient sera utilisée pour déterminer si ce dernier est significatif, ce qui permet de savoir s'il influence ou non le stocking par rapport au niveau de référence.

Par contre, la base de données n'étant pas une expérience avec des répliques parfaite, lors du roulement du modèle, il est apparent qu'il y a beaucoup plus de succès que d'échec. Pour remédier à ce problème et pour avoir confiance dans les coefficients, une analyse par méthode de « bootstrap » a été utilisée. Une analyse par bootstrap permet d'effectuer en boucle la régression plusieurs milliers de fois dans le but d'obtenir une distribution pour chacun des coefficients. Cette distribution est utilisée pour construire un intervalle entre le 5^{ième} et le 95^{ième} percentile et les coefficients significatifs sont ceux dont l'intervalle ne passe pas par zéro. Ici, chaque bootstrap a été effectuée pour obtenir un nombre égal d'échec et de succès. Pour ce faire, tous les échecs étaient inclus et le même nombre de succès étaient échantillonnés aléatoirement pour chaque simulation du bootstrap. En tout, 10 000 simulations ont été effectuées pour chaque modèle. Il est donc possible de construire un tableau avec la distribution de chaque coefficient, ce qui permet de savoir leur effet sur le stocking. Également, ces analyses ont été faites pour faire vérifier la performance des sites à succès.

1.4 Résultats

1.4.1 Stocking

1.4.1.1 Sapinière

En sapinière, il y a 79% de sites qui sont bien stockés (Tableau 1.2), ce qui est en dessous de la pessière qui est à 87%. Un coup d'œil plus détaillé démontre que le nombre de sites bien stockés diminue sur les argiles mésiques contrairement aux autres dépôts en sapinière dans les CPRS (64%) et les CT (50%) (Tableau 1.3). Ceci est confirmé par la déviance négative de l'argile mésique en CPRS et CT (Tableau 1.4). Le pourcentage de sites bien stockés en plantations est plus élevé (73%) et se maintient plus près des autres dépôts que les CPRS et les CT, mais tous les dépôts présentent en moyenne plus de sites stockés à ce qui est observé sur les argiles mésiques (Tableau 1.3). Il semble donc que l'argile mésique performe moins bien que les autres dépôts en CPRS et en CT alors que les plantations permettent aux sites de maintenir un pourcentage de sites bien stockés comparable aux autres dépôts.

Tableau 1.2 Pourcentage de sites stockés et de sites à succès par région bioclimatique

Région	Stocking		Site à succès		Total
	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	
Sapinière	79	1951	40	989	2473
Pessière	87	2336	50	1343	2685

Tableau 1.3 Pourcentage de sites stockés pour chaque dépôt et chaque perturbation par région bioclimatique

	CPRS		CT		Plantations	
	Sa	Pe	Sa	Pe	Sa	Pe
Sables	97		62		72	
Rocs	89		87		89	
Sols hydromorphes	93	90	90	94	73	75
Argiles subhydriques	77	86	71	82	78	87
Tills mésiques	86		78		82	
Argiles mésiques	64	79	50	75	73	84

Tableau 1.4 Déviance en sapinière de la fréquence de sites stockés selon le nombre de sites prévus

Dépôts	CPRS			Coupe totale			Plantation			Effectif totaux
	Déviance	n	Effectif	Déviance	n	Effectif	Déviance	n	Effectif	
SA	18	34	35	-13	18	29	-8	33	46	110
RO	8	142	160	23	48	55	14	50	56	271
HY	13	142	153	27	37	41	-6	89	122	316
ARS	-6	243	316	0	68	96	0	89	114	526
TIM	5	348	403	9	91	117	0	233	285	805
ARM	-22	116	180	-30	50	101	-6	120	164	445
	n/a	1025	1247	n/a	312	439	n/a	614	787	2473

Les niveaux de référence de l'analyse bootstrap est l'argile mésique pour les dépôts et la CPRS pour les perturbations. Les coefficients positifs signifient une augmentation du pourcentage de sites bien stockés sur les autres dépôts par rapport aux argiles mésiques. Comme attendu, tous les dépôts performant mieux que les argiles mésiques, car tous les coefficients sont positifs (Tableau 1.5) En comparaison au CPRS (niveau de référence), les CT ont moins de sites bien stockés (coefficient négatif). Par contre,

les plantations produisent plus de sites stockés (coefficient positif) que les CPRS (Tableau 1.5). L'interaction entre les dépôts et les traitements sylvicoles montrent que l'effet des traitements sylvicoles est différent selon le dépôt. Pour les sables, les CT et les plantations présentent moins de sites bien stockés que les CPRS, car leur coefficient est négatif (Tableau 1.5). L'analyse suggère également que les tills mésiques et les sols hydromorphes présentent moins de sites bien stockés en PL qu'en CPRS (Tableau 1.5). Il semble donc que les dépôts ont un plus grand effet que la perturbation pour le stocking en sapinière et que le dépôt le plus fertile, l'argile mésique, produit moins de sites bien stockés.

Tableau 1.5 Analyses bootstrap faites sur le stocking en sapinière et en pessière. Les coefficients de régression logistique pour chaque type de dépôts et de traitement sylvicole qui sont significatifs sont présentés. Les niveaux de référence pour la sapinière sont les ARM et les CPRS. En pessière, les niveaux de référence sont les HY et les CPRS.

Région	Caractéristique	Variable	Moyenne	q5	q95
Sapinière	Dépôt	SA	2.895	2.287	3.421
		ARS	0.613	0.308	0.926
		TIM	1.257	0.968	1.558
		HY	1.965	1.624	2.310
		RO	1.470	1.123	1.811
	Perturbation	CT	-0.630	-1.131	-0.178
		PL	0.410	0.049	0.768
	Interaction	SA x CT	-2.490	-3.533	-1.470
		SA x PL	-3.006	-3.821	-2.197
		TIM x PL	-0.758	-1.180	-0.333
		HY x PL	-1.983	-2.505	-1.456
Pessière	Dépôt	ARM	-0.882	-1.167	-0.617
		ARS	-0.416	-0.592	-0.243

1.4.1.2 Pessière

En pessière, le pourcentage de sites stockés est plus élevé qu'en sapinière avec 87% de sites bien stockés (Tableau 1.2). La différence entre l'argile mésiques et les autres dépôts semblent aussi plus faible étant donné que 79% des sites sont bien stockés en CPRS, 75% sont bien stockés en CT et 84% le sont en plantations (Tableau 1.3). Les argiles mésiques produisent 9 à 10 % moins de sites bien stockés en CPRS et en CT qu'attendu alors que les argiles subhydriques produisent 1 et 2 % moins de sites bien stockés que prévu (Tableau 1.6). Ces résultats suggèrent alors qu'un effet est observable entre les sols hydromorphes et les argiles, mais qu'il est relativement faible. Les effets des dépôts sur le stocking en pessière semblent plutôt faibles.

Tableau 1.6 Déviance en pessière de la fréquence de sites stockés selon le nombre de sites prévus

Dépôts	CPRS			Coupe totale			Plantation			Effectif totaux
	Déviance	<i>n</i>	Effectif	Déviance	<i>n</i>	Effectif	Déviance	<i>n</i>	Effectif	
HY	4	872	964	12	76	81	-11	24	32	1077
ARS	-1	804	934	-2	89	108	3	103	119	1161
ARM	-9	186	234	-10	55	73	0	31	37	344
	n/a	1862	2132	n/a	220	262	n/a	158	188	2582

Les niveaux de référence de l'analyse bootstrap en pessière sont les sols hydromorphes pour les dépôts et les CPRS pour les perturbations. Il existe presque autant de site stockés sur les argiles mésiques et subhydriques que dans les sols hydromorphes (Tableau 1.3). Par ailleurs, l'analyse bootstrap suggère que les trois traitements sylvicoles n'influencent pas le nombre de site stockés en pessière. Pourtant, les déviations montrent que les argiles mésiques et subhydriques performant moins bien que les sols hydromorphes seulement en CPRS et en CT (Tableau 1.5). En effet, la

performance des arbres sur sols hydromorphes baissent en plantation alors que celle des arbres sur argiles mésiques et subhydriques augmente en PL (Tableau 1.5). Les effets relatifs entre les dépôts s'inversent donc en plantations. Malgré tout, la fertilité et le traitement sylvicole n'influence pas autant le nombre de sites stockés en pessière qu'en sapinière.

1.4.2 Croissance

1.4.2.1 Sapinière

Le tableau de croissance brute montre que la croissance de l'épinette noire est plus forte sur les tills mésiques (106 cm) que sur les autres dépôts (Tableau 1.7) tandis que le pin gris semble avoir une longueur moyenne des cinq derniers verticilles plus élevés en argile mésique (128 cm), till mésique (128 cm) et argiles subhydriques (123 cm) que dans les autres dépôts (tableau 1.7). Le sapin baumier a une meilleure croissance sur roc que dans les autres dépôts. Au niveau de l'intensité de perturbation, l'épinette noire et le sapin baumier ont une meilleure croissance moyenne dans les CPRS, voit leur croissance diminuée dans les CT et devenir encore plus faible dans les plantations (Tableau 1.7). Au contraire, le pin gris voit sa croissance augmenter plus l'intensité de perturbation augmente et donc pousse le mieux dans les plantations. Certaines associations de dépôts et de perturbations démontrent des variations aux tendances énumérées ci-haut. Entre autres, l'épinette noire semble avoir une croissance plus élevée qu'attendu en CT sur les argiles mésiques. Pour le pin gris, la croissance augmente généralement dans les plantations, sauf pour les rocs et les sols hydromorphes. Il semble également que le pin gris performe bien sur CT dans les argiles mésiques. Le sapin baumier lui semble beaucoup plus variable dans ses réponses de croissance et ce qui est le plus évident est la bonne performance de cette espèce dans les CPRS peu importe le dépôt. Le tableau de croissance brute donne une idée de certaines tendances de croissance par rapport aux dépôts et aux perturbations,

malgré une importante variation entre les espèces. Pour avoir une meilleure idée de la réponse globale des SEPM vis-à-vis la fertilité des sites et de l'intensité de perturbation, une analyse ANOVA a été effectuée sur un indice de croissance qui regroupe toutes ces espèces ensemble.

Tableau 1.7 Longueur moyenne des cinq derniers verticilles (cm) classées par espèce, type de perturbation et classe de fertilité dans le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleaux blancs

Dépôts	Épinette noire				Pin gris				Sapin baumier			
	CPRS	CT	PL	Moy	CPRS	CT	PL	Moy	CPRS	CT	PL	Moy
Sables	104	80	59	78	75	87	119	108	124	63	97	102
Argiles mésiques	88	104	67	77	137	212	113	128	136	123	109	129
Argiles subhydriques	97	91	59	89	89	130	135	123	127	116	119	125
Tills mésiques	132	99	77	106	93	67	141	127	145	98	110	136
Hydromorphes	109	103	58	90	86	16	63	66	132	158	n/a	137
Rocs	117	78	59	95	93	90	81	91	168	119	124	154
Moyenne	112	94	68	93	95	103	111	104	140	113	109	132

Les résultats du test ANOVA démontre que les dépôts, les traitements sylvicoles ainsi que leur interaction ont un effet sur la croissance en sapinière (Tableau 1.8). L'effet du traitement sylvicole est beaucoup plus fort que celui pour les dépôts et l'interaction tel que démontré par le F ratio (Tableau 1.8). Ainsi, même si les effets des dépôts sont significatifs, ils sont moins importants que ceux pour les traitements sylvicoles. La croissance des arbres en sapinière est au-dessus ou près de la moyenne en CPRS et cette croissance diminue légèrement en CT et baisse drastiquement en plantations (Tableau 1.9). Donc, la croissance est meilleure sur les sites les moins fortement perturbés et moins bonne sur les sites les plus perturbés. Cela est démontré par le test de Tukey et les moyennes de croissance relative dans chaque traitement sylvicole (10.8% pour les CPRS, -1.7% en CT et -18.1 % en PL) (Tableau

1.9). La croissance peut donc être considérée acceptable en CPRS et en CT. En général, la croissance est similaire sur les dépôts au travers des traitements sylvicoles et varie selon la tendance mentionnée ci-haut (meilleure sur faible et pire sur forte perturbation) tant donné que l'interaction entre les dépôts et les traitements sylvicoles est significative. Par contre, l'ANOVA suggère que l'effet du dépôt sur la croissance des arbres varie selon la perturbation (Tableau 1.8). En effet, le seul dépôt pour lequel la croissance est près de la moyenne en plantation est le till mésique (-4.2%, Tableau 1.9). Les argiles mésiques et les tills mésiques performant également mieux que les autres dépôts en CPRS avec une croissance 16 % supérieur à la moyenne. Ainsi, il existe une interaction entre les dépôts et les traitements sylvicoles à cause de la croissance exceptionnelle des arbres dans les tills mésiques reboisé, de la faible performance des ARM dans les plantations (-19.7%, Tableau 1.9) et du rendement exceptionnel des ARM et des TIM en CPRS. Les tills mésiques présentent donc une bonne croissance contrairement aux autres dépôts.

Tableau 1.8 Résultats des tests ANOVA pour la pessière et la sapinière pour les dépôts, les perturbations et leur interaction au niveau de la croissance.

Analyse	Effet	df	Sommes des carrées	F Ratio	Prob>F
Sapinière <i>n</i> = 2473	Dépôt	5	11.96952	4.8425	0.0002**
	Traitement sylvicole	2	65.48213	66.2298	<.0001***
	Dépôt*Traitement sylvicole	10	16.032	3.243	0.0004**
Pessière <i>n</i> = 2685	Dépôt	3	0.936602	0.4876	0.6909
	Traitement sylvicole	2	5.112987	3.9928	0.0186**
	Dépôt*Traitement sylvicole	6	13.12688	3.417	0.0023**

1.4.2.2 Pessière

En pessière, pour l'épinette noire la meilleure croissance se trouve en till mésique (92 cm), en sol hydromorphe (91 cm) et sur les rocs (92 cm) tandis que pour le pin gris et le sapin baumier, la meilleure croissance est sur les tills mésiques (Tableau 1.10). Au niveau des perturbations, la plantation produit la moins bonne croissance pour l'épinette noire et le sapin baumier. C'est l'inverse pour le pin gris pour qui la plantation donne une meilleure croissance, le même résultat qu'en sapinière. Certaines associations de dépôts et de perturbations démontrent des variations aux tendances énumérées ci-haut. Pour l'épinette noire, la croissance est toujours plus faible en plantation qu'en CPRS. Pour la CT, la croissance varie énormément pour cette espèce. Il est donc plus difficile d'en diffuser une tendance. Pour le pin gris, la croissance est très similaire entre la CPRS et la CT, tandis qu'elle augmente considérablement en plantation sauf dans le cas des sols hydromorphes où la croissance est plus haute en CT. Pour le sapin baumier, la variance est très élevée. Cependant, il ressort que la croissance est exceptionnelle sur les tills mésique et que la croissance semble augmenter avec l'intensité de perturbation au lieu de diminuer. Comme en sapinière, pour avoir une meilleure idée de la réponse globale des SEPM vis-à-vis la fertilité des sites et de l'intensité de perturbation, une analyse ANOVA a été effectuée sur un indice de croissance qui regroupe toutes ces espèces ensemble.

Tableau 1.9 Croissance moyenne relative des arbres étudiés en pessière et en sapinière selon la perturbation et les dépôts de surface. Les lettres représentent les résultats de test de Tukey pour les perturbations et les signes > représentent le résultat des tests de Tukey pour chaque dépôt selon la perturbation.=

Analyse	Perturbation	Tendance générale
Sapinière <i>n</i> = 2473	CPRS	TIM = ARM > HY = ARS = RO > SA
	(A) 10.8	16.3 = 16.5 > 7.3 = 6.5 = 4.8 > 0.2
	CT	ARM > ARS = HY = RO = TIM > SA
	(B) -1.7	6.3 = 0.2 = 1.0 = -5.0 = -6.3 = -14.9
	PL	TIM > ARS = RO = ARM = SA > HY
Pessière <i>n</i> = 2685	(C) -18.1	-4.2 > -21.3 = -21.3 = -19.7 = -27.2 > -40.8
	CPRS	HY > SA = ARS = ARM
	(A) 4.2	9.2 > 4.4 = 0.5 = -1.6
	CT	ARM > HY = ARS > SA
	(B) -5.3	11.1 > -6.0 = -10.8 > -39.5
	PL	SA = ARS = ARM = HY
	(AB) -7.2	5.9 = -7.6 = -14.7 = -18.0

Tableau 1.10 Longueur moyenne des cinq derniers verticilles (cm) classées par espèce, type de perturbation et classe de fertilité dans le domaine bioclimatique de la pessière à mousses.

Depôts	Épinette noire				Pin gris				Sapin baumier			
	CPRS	CT	PL	Moy	CPRS	CT	PL	Moy	CPRS	CT	PL	Moy
Sables	85	29	85	75	40	70	87	77	61	n/a	47	59
Argiles mésiques	83	83	61	81	76	72	121	86	74	116	119	90
Argiles subhydriques	83	75	74	81	60	57	168	80	107	88	62	103
Tills mésiques	98	n/a	77	92	53	n/a	154	137	152	n/a	n/a	152
Hydromorphes	93	78	76	91	77	100	83	80	110	60	38	104
Rocs	95	136	n/a	99	57	119	n/a	68	61	n/a	n/a	61
Moyenne	88	76	73	85	64	70	125	85	101	100	67	99

En pessière, l'effet des dépôts n'est pas significatif alors que le traitement sylvicole et l'interaction est significatif (Tableau 1.8). Par ailleurs, l'effet des traitements sylvicoles et de l'interaction entre les dépôts et les traitements est de force égale tel que montré par leurs F ratios respectifs (Tableau 1.8). En CPRS, la croissance reste près de la moyenne (9.2 à -1.6%) alors qu'elle est en général plus faible pour les perturbations plus sévères (CT et dans les plantations). L'interaction entre les dépôts et les traitements sylvicoles est dû à une réponse variable de la régénération aux traitements sylvicoles selon les dépôts. En CPRS, les sols hydromorphes (9,2%) produisent une meilleure croissance que les 3 autres types de dépôts (4.4, 0.5 et -1.6%) (Tableau 1.9). En CT, les arbres sur argiles mésiques performant beaucoup mieux (11.1%) que dans les deux autres traitements sylvicoles (CPRS = -1.6% et PL = -14.7%) (Tableau 1.9). En CT, les arbres sur sables ont la pire croissance qui est 39.5% plus faible que la moyenne pour la pessière. En PL, tous les dépôts ont une faible croissance même si l'écart à la moyenne diffère entre ceux-ci. Somme toute, en pessière, la croissance semble plus faible dans les plantations que dans les autres traitements sylvicoles et il n'existe pas de tendance claire pour la performance des différents dépôts, car ceux-ci performant différemment selon le traitement sylvicole.

1.4.3 Sites à succès

1.4.3.1 Sapinière

En sapinière, l'argile mésique et l'argile subhydrique sont les dépôts où la régénération connaît le moins de succès (Tableau 1.11). Effectivement, les argiles ont une déviance très faible et les arbres sur tous les autres dépôts performant mieux (Tableau 1.12). La régénération sur sables, tills mésiques, sols hydromorphes et rocs présente un meilleur succès, en général, que les argiles mésiques et subhydriques car le signe de leur coefficient est positif (Tableau 1.11, Tableau 1.12). Par contre, ces effets dépendent du traitement sylvicole. Ainsi, la régénération sur sable a moins de succès en CT et encore moins en plantation (Tableau 1.11). Les arbres sur TIM, quant à eux, voient leur performance diminuer dans la CT (Tableau 1.12). Les semis sur HY voient leur performance diminuer drastiquement dans les PL (Tableau 1.12). Aussi, les plantations produisent en général des déviances très faibles, sauf dans le cas des tills mésiques et des rocs (Tableau 1.12). Par ailleurs, les plantations ne maintiennent pas souvent une bonne croissance comparée aux CPRS et aux CT pour tous les dépôts. En effet, le pourcentage de sites qui maintiennent une bonne croissance en CPRS et en CT est généralement située entre 50 et 70% (Tableau 1.14). Par contre, en plantation, cela varie de 10 à 46 % (Tableau 1.14). Ainsi, il est assez clair que les plantations maintiennent moins bien une bonne croissance que les CPRS et les CT en sapinière.

1.4.3.2 Pessière

Les coefficients des argiles mésiques et subhydriques sont négatifs et suggèrent que ces dépôts présentent, en général, moins de sites à succès que les sols hydromorphes puisque ce dernier est positif en CPRS (Tableau 1.11). Cela est similaire aux résultats obtenus pour le stocking. Également, les PL devraient produire, dans l'ensemble, moins de sites à succès que les CPRS puisque leur coefficient est significatif et négatif (Tableau 1.11). Cependant, l'interaction étant significative, il faut regarder

ce qui se passe à l'intérieur de chaque dépôt. Les argiles mésiques produisent plus de sites à succès en CT et en PL qu'en CPRS étant donné que les coefficients des interactions sont significatifs et positifs (Tableau 1.11). Les argiles subhydriques performant moins bien en CT qu'en CPRS, mais leur performance augmente en PL (Tableau 1.11, Tableau 1.13). Les tendances pour les sites à succès en pessière semblent suivre de près celles observables pour le stocking. Par ailleurs, le type de dépôt ne semble pas avoir de l'influence sur la croissance en plantation qui est généralement mauvaise (Tableau 1.13).

Tableau 1.11 Analyses bootstrap faites sur les sites à succès en sapinière et en pessière. Les coefficients de régression logistique pour chaque type de dépôts et de traitement sylvicole qui sont significatifs sont présentés. Les niveaux de référence pour la sapinière sont les ARM et les CPRS. En pessière, les niveaux de référence sont les HY et les CPRS.

Région	Caractéristique	Variable	Moyenne	q5	q95
Sapinière	Dépôt	SA	0.664	0.379	1.013
		TIM	0.791	0.647	0.929
		HY	0.782	0.606	0.963
		RO	0.652	0.485	0.827
	Perturbation	PL	-0.903	-1.051	-0.760
	Interaction	SA x CT	-0.730	-1.175	-0.303
		TIM x CT	-0.500	-0.743	-0.255
		SA x PL	-1.386	-1.781	-1.027
		HY x PL	-1.933	-2.166	-1.702
Pessière	Dépôt	ARM	-0.593	-0.660	-0.524
		ARS	-0.409	-0.454	-0.364
	Perturbation	PL	-1.236	-1.373	-1.070
	Interaction	ARM x CT	0.427	0.254	0.600
		ARS x CT	-0.259	-0.410	-0.115
		ARM x PL	0.832	0.619	1.048
		ARS x PL	0.861	0.679	1.024

Tableau 1.12 Déviance en sapinière de la fréquence de sites à succès selon le nombre de sites prévus.

Dépôts	CPRS			Coupe totale			Plantation			Effectif totaux
	Déviance	n	Effectif	Déviance	n	Effectif	Déviance	n	Effectif	
SA	5	19	35	-16	9	29	-58	5	46	110
RO	7	87	180	8	22	55	31	19	56	291
HY	13	88	153	39	21	41	-72	9	122	316
ARS	-15	137	316	-12	31	96	5	31	114	526
TIM	17	233	403	7	46	117	45	107	285	805
ARM	-24	69	160	-11	33	101	-22	33	164	425
	n/a	633	1247	n/a	162	439	n/a	204	787	2473

Tableau 1.13 Déviance en pessière de la fréquence de sites à succès selon le nombre de sites prévus.

Dépôts	CPRS			Coupe totale			Plantation			Effectif totaux
	Déviance	n	Effectif	Déviance	n	Effectif	Déviance	n	Effectif	
HY	13	516	964	19	40	81	-22	8	32	1077
ARS	-9	405	934	-20	36	108	8	41	119	1161
ARM	-18	91	234	9	33	73	-7	11	37	344
	n/a	1012	2132	n/a	109	262	n/a	60	188	2582

Tableau 1.14 Pourcentage de sites bien stockés qui maintiennent une bonne croissance.

	CPRS		CT		Plantations	
	Sa	Pe	Sa	Pe	Sa	Pe
Sables	56		50		15	
Rocs	61		46		38	
Sols hydromorphes	62	59	57	53	10	33
Argiles subhydriques	56	50	46	40	35	40
Tills mésiques	67		51		46	
Argiles mésiques	59	49	66	60	28	35

forte fertilité est associée à une baisse potentielle de recrutement suivant une intervention sylvicole (Tableau 1.3). En effet, le stocking, un indice de rendement futur, n'est pas aussi bon que prévu dans nos sites les plus productifs, soient les argiles mésiques (Michel et al., 2010). Puisque les nutriments sont disponibles et que tous les traitements sylvicoles libèrent une abondance de ressources dans le sol, la compétition pour l'établissement peut être intense et l'établissement des résineux peut être compromis. D'ailleurs, il a déjà été démontré que, suite à une coupe, les argiles mésiques peuvent produire un couvert élevé d'arbuste, d'herbacées et de framboisiers (*Rubus idaeus*) (Harvey et al., 1995). Cela pourrait mener à une mortalité élevée de semis de résineux car les arbustes et les framboisiers peuvent intercepter beaucoup de lumière (Kuessner et al., 2000) en plus de diminuer la quantité de nutriments disponibles dans le sol (Thevatsen et al., 2000). Ainsi, de nouveaux semis pourraient avoir plus de difficulté à s'établir, ce qui produit un faible stocking. Cet effet peut être contrecarré par des plantations, mais des problèmes de compétition demeurent.

En effet, la végétation compétitive qu'on retrouve normalement en sapinière sont des rudérales et des compétitrices selon la théorie des stratégies CSR de Grime (Grime, 1977; Jobidon, 1995). Ceci est concordant avec notre hypothèse, soit que les milieux plus fertiles devraient avoir plus de difficulté à reconduire une productivité d'essences commerciales suite à un traitement sylvicole à cause d'une plus grande compétition. La résilience de ces sites pourrait alors être compromise.

Malgré ce qu'on observe pour le stocking, la croissance demeure bonne dans nos sites fertiles comme les argiles mésiques. Il est assez clair qu'il faut une bonne croissance pour survivre. Les semis les moins vigoureux ne poussent pas aussi rapidement que les espèces compétitrices et vont alors mourir. Cette mortalité élevée des semis peu vigoureux dans les milieux les plus fertiles va diminuer la densité et possiblement le stocking. Les semis vigoureux qui survivent à la pression de compétition croissent

bien et ceci se traduit par une plus grande hauteur (Garnier et al., 2000). Ainsi, dans les CPRS et les CT, la croissance des individus qui survivent en milieux fertiles est très bonne, même si le nombre d'individus pour lesquels cela arrivent est relativement faible. Cet effet devrait être amplifié par le fait que les semis de résineux tolérants à l'ombre peuvent déjà être établis en CPRS (Ruel, 1989; Pothier, 1996) et alors profiter de l'abondance de lumière provoquée par la coupe pour croître rapidement (Messier et al., 1999). Si un site bien stocké réussit à maintenir une bonne croissance, on peut alors parler d'un site résilient.

Il devient donc essentiel de regarder si les sites maintiennent un bon stocking et une bonne croissance au même moment. En sapinière, les sites fertiles en produisent moins que les autres dépôts (Tableau 1.4). Puisque les argiles mésiques réagissent négativement lorsqu'on regarde le stocking et la croissance en même temps, le recrutement est le facteur dominant pour la résilience sur ces sites fertiles. Il est donc possible de postuler sur les dynamiques de régénération en sapinière propre aux sites fertiles. Lorsque les nutriments et la lumière sont assez abondantes pour promouvoir la croissance des espèces compétitrices et rudérales (Baribeault et Kobe, 2011), on peut s'attendre à une baisse de la résilience d'un peuplement, car ces espèces compromettent la régénération des résineux. Selon nos résultats, en sapinière, les sites fertiles semblent plus propices à un envahissement par des espèces compétitrices et rudérales, ce qui a pour effet de diminuer l'établissement des résineux et les sols fertiles devraient être considérés moins résilients que les sols moins fertiles. Ceci vient appuyer l'hypothèse comme quoi les dépôts plus fertiles devraient avoir une résilience plus faible que les dépôts moins fertiles.

Les tills sont des dépôts à texture moyennée et sont alors légèrement moins fertiles que les dépôts fins tels que les argiles (Michel et al., 2010). Il est donc fort possible que les tills, même s'ils sont considérés fertiles, ne le soient pas assez pour permettre le

même type de compétition que dans les argiles mésiques, car les dépôts de surface déterminent la profondeur du sol, la pierrosité et la texture du sol qui peuvent avoir une influence sur les nutriments et le volume de sol disponible pour les racines (Michel et al., 2010). Malgré tout, les tills mésiques produisent un bon stocking tel que souligné par Harvey et al. (1995). Puisque la dynamique dominante en sapinière est le recrutement, cela mène à une bonne proportion de site à succès sur tills mésiques. À la lumière de ce constat, il devient très important de ne jamais perdre de vue les spécificités propre à chaque écosystème lorsqu'on veut en évaluer la résilience (Mäler et al., 2008). Les résultats observés pour les tills ne rejettent pas notre hypothèse sur la fertilité, mais démontre surtout l'importance de considérer des seuils (dans cette étude-ci, les seuils sont les différents types de dépôts) lorsqu'on veut vérifier la résilience d'un site (Carpenter et al., 2005). Ici, on peut supposer que les tills, malgré qu'ils sont fertiles, ne le sont pas assez pour permettre le type de compétition qui provoque une baisse de résilience comme dans les argiles mésiques.

1.5.2 La résilience se maintien sur les sites peu fertiles

La deuxième hypothèse postulée dans cette recherche propose que les sites moins fertiles sont plus résilients. Ceci serait attendu puisque les sites moins fertiles ne devraient pas contenir les nutriments nécessaires pour permettre aux espèces compétitrices et rudérales de dominer la régénération résineuse dans un peuplement coupé (Grime, 1977). Cette hypothèse est supportée par nos résultats en sapinière, car les dépôts de faible fertilité produisent généralement un bon stocking et une bonne croissance leur permettant de soutenir plus de sites à succès. Certes, la croissance est un peu plus faible que pour les sites fertiles, mais elle demeure acceptable (supérieur ou près de 0) dans les perturbations moins intenses. Ainsi, l'hypothèse selon laquelle les milieux moins fertiles devraient permettre un meilleur maintien de la résilience que les milieux fertiles est plausible. En fin de compte, le modèle présenté dans cette étude est supporté par nos résultats en sapinière. Les sites les plus fertiles mènent à une

baisse de résilience alors que celle-ci est plus facilement maintenue dans les sites moins fertiles. Malgré cela, à la lumière de nos résultats, il est apparent que le modèle théorique relié à la fertilité des sols n'est pas applicable en pessière.

1.5.3 Le modèle pour la fertilité du sol n'est pas applicable en pessière

En effet, en pessière, il est difficile de se prononcer sur l'effet de la fertilité sur la résilience après les coupes. Selon nos hypothèses, le stocking est la croissance devrait être meilleurs sur sols pauvres alors que l'inverse serait vrai pour les sols fertiles. Normalement, en pessière, sur sols les moins fertiles (les sols organiques et hydromorphes), l'établissement des résineux devraient être favorisés par une plus grande quantité et qualité de microsites (Lafleur et al., 2010 (B)). Par ailleurs, sur les sols fertiles (argiles mésiques), on devrait observer un stocking plus faible, car la compétition devrait y être plus élevés que sur les sols moins fertiles (sols hydromorphes et subhydriques) (Bujold, 2005; Laquerre et al., 2009; Lafleur et al., 2010 (B)). Les espèces compétitrices devraient alors prélever les nutriments et intercepter la lumière disponible pour les résineux. Cependant, les effets de compétition ne sont pas observés de façon claire dans la pessière. En effet, même si le stocking sur argile subhydrique et mésique est plus faible que celui des sols hydromorphes, la différence est minime avec un maximum de 10 % de sites moins biens stockées que prévus (Tableau 1.4). Il est donc peu probable que la densité compétition soit un facteur important dans cette partie de notre étude. La raison principale pour les différences entre la pessière et la sapinière est reliée aux différences dans la végétation compétitive qui est présente sur les sites suite à une perturbation.

En effet, même si la compétition existe également en pessière, elle ne s'effectue pas de la même façon qu'en sapinière. Les espèces qui causent des problèmes en pessière sont les éricacées et les sphaignes (Tableau 1.10). Ces dernières sont différentes des espèces compétitrices et rudérales retrouvées en sapinière et sont plus adaptées à une région

avec un climat et des sols moins fertiles comme dans la pessière à mousse (Malik, 2003). D'abord, l'effet des éricacées s'observerait surtout au niveau de la croissance connue (Malik, 1996; Yamasaki et al., 1998), car ces dernières compétitionnent avec les autres plantes par allélopathie (Yamasaki et al., 1998) ou pour les ressources minérales du sol (Thiffault et al., 2004). Ce type de compétition peut mener à une baisse de croissance, mais plus rarement à une mortalité directe, car les éricacées exercent plutôt une compétition passive en rendant les nutriments dans les sols moins disponibles pour les résineux (Malik, 2003). Ainsi, la pression exercée par les éricacées devrait être la même peu importe la fertilité du sol. Ceci a des effets considérables sur la résilience, car la fertilité du sol n'a plus d'importance comme en sapinière. Ceci est une des deux raisons pour laquelle nos hypothèses au niveau de la fertilité ne s'appliqueraient pas en pessière.

La deuxième raison est reliée à l'effet de sphaignes. Ces dernières sont nombreuses en pessière et jouent un rôle important dans la dynamique de régénération, car elles contribuent surtout à l'augmentation de la couche de matière organique et de la nappe phréatique dans un site donné (Fenton et al., 2005). Cette accumulation de matière organique peut alors mener à la paludification (Fenton et al., 2005; Lavoie et al., 2005). D'autre part, un substrat de sphaignes est généralement considéré comme mauvais pour la croissance de l'épinette noire (Lavoie et al., 2007). La paludification est un phénomène qui produit une baisse de productivité et de croissance du peuplement en augmentant la nappe phréatique (Simard et al., 2007). Ainsi, non seulement les effets de la fertilité sont différents, car les mécanismes de compétition sont différents, mais une perturbation encourage plutôt une augmentation de la résilience contrairement à une baisse de la résilience.

En effet, une perturbation, telle une coupe ou un feu, perturbera le sol et causera l'élimination ou la réduction du couvert de sphaignes. À la lumière des effets des

éricacées et des sphaignes en pessière, il est donc clair que le modèle présenté pour la fertilité du sol dans ce projet ne s'applique pas en pessière. Ce dernier a été basé sur des théories générales voulant relier la fertilité des sols, les perturbations et les dynamiques des communautés végétales (Grime, 1977; Aerts, 1999; Balandier et al, 2006; Pickett, 2009). Ces théories sont valides et peuvent s'appliquer à un grand nombre d'écosystèmes, il ne faut jamais oublier qu'il faut toujours tenir compte des spécificités du système à l'étude tel que démontré par les différences entre la sapinière et la pessière. Cela est une approche fondamentale lorsqu'on veut évaluer la résilience d'un endroit donné. En fin de compte, il semblerait que les effets de la fertilité sont beaucoup moins importants en pessière et que cela est dû aux différences entre les espèces qui repoussent suite à une coupe entre les deux régions.

Somme toute, il est assez clair que les mécanismes de compétition diffèrent grandement entre la sapinière et la pessière. En sapinière, les dynamiques de compétition semblent rapides et se produisent autant pour la lumière, l'espace et les nutriments, ce qui causent des problèmes d'établissement sur sols fertiles. En pessière, les effets de la végétation compétitrice sont fondamentalement différents et sont surtout axé sur l'interférence (Malik, 2003). Ceci remet en cause notre modèle pour cet écosystème. Malgré tout, même si un effet est observable pour la fertilité en sapinière, il demeure important de connaître l'effet de l'intensité de perturbation sur l'établissement et la croissance.

1.5.4 L'intensité de perturbation affecte la croissance peu importe la fertilité du dépôt

Il ne semble pas y avoir de tendance claire de l'intensité de perturbation sur le stocking, tant en sapinière qu'en pessière. Par contre, nos résultats montrent que l'intensité de perturbation affecte la croissance. Nos hypothèses suggèrent que l'intensité de perturbation devrait faire diminuer la résilience dans les sites fertiles et ne pas affecter la résilience dans les sites à faible fertilité (Aerts, 1999). En sapinière, nos résultats suggèrent plutôt que l'intensité de perturbation cause une diminution de croissance (et

donc de résilience) peu importe la fertilité du dépôt. Les plantations, la perturbation la plus intense, produit en moyenne des arbres ayant une croissance de 18.1 % en dessous de la moyenne observée pour la région bioclimatique au grand complet. Cet effet est observé pour tous les dépôts sauf pour les tills mésiques. Les sites plantés sont des sites où, en général, les espèces compétitrices et rudérales sont déjà bien installées. Ainsi, la croissance dans ces sites plantés demeurent faible à moins qu'il n'y ait des traitements qui éliminent la végétation compétitrice (Jobidon, 2003; Cyr et Thiffault, 2009). En effet, les espèces compétitrices et rudérales, particulièrement les graminées et les herbacées, peuvent exercer une pression considérable sur les essences à valeur commerciale en limitant leurs accès aux nutriments dans le sol en occupant une grande partie de l'espace dans le sol dans les zones riches en nutriments (Hangs et al., 2002; Hangs et al., 2003). Somme tout, la croissance baisse peu importe la fertilité dans les milieux les plus perturbés, soit les plantations.

En pessière, la croissance baisse en CT et en plantation, mais la baisse de croissance est beaucoup moins drastique en plantation qu'elle ne l'est en sapinière. Malgré cette tendance, il existe surtout des effets spécifiques à l'intérieur de chaque dépôt pour les perturbations, mais pas de tendance généralisée. Par exemple, les sites les plus fertiles dans la sapinière (les argiles mésiques) produisent une moins bonne croissance en CPRS et en PL, mais produisent une croissance supérieure à la moyenne en CT. L'autre tendance qu'on observe est la diminution de croissance dans les sols hydromorphes avec une augmentation de l'intensité de perturbation. Une des raisons pour lesquelles la croissance est meilleure en CT qu'en CPRS pour les sites fertiles dans la sapinière (argiles mésiques) pourrait être dû à la plus grande perturbation au niveau du sol (Lafleur et al, 2010; (A)) qui contrôle mieux la compétition par des espèces communes en pessière, soit *Shpagnum sp* et les éricacées *R. groenlandicum* et *K. angustifolia* (Lafleur et al., 2010 (B)). En effet, en pessière, il existe souvent une couche de sol organique plus ou moins épaisse qui limite l'accès au sol minéral pour

les résineux. Ainsi, une plus grande perturbation du sol en CT expose la couche de sol minéral, ce qui a pour effet d'augmenter la croissance des résineux et de constituer une barrière pour l'établissement des éricacées (Titus et al., 1995). Somme toute, la baisse de croissance en pessière ne permet pas de confirmer les hypothèses au niveau de l'intensité de perturbation. Celle-ci baisse en CT et en plantation, mais cela dépend de l'interaction des dépôts et le traitement sylvicole tel que démontré par la bonne croissance en CT pour les argiles mésiques.

1.5.5 Conséquences pour la résilience

Il ressort trois conséquences importantes au niveau de la résilience des sites coupés en forêt boréale dans cette étude. D'abord, les milieux les plus fertiles en sapinière ne semblent pas résilients à la coupe forestière. Les argiles mésiques, un dépôt très fertile, ne produisent pas des sites résilients vis-à-vis la compétition par des espèces indésirables et ont de la misère à produire des sites ayant un bon recrutement, ce qui rend leur future productivité difficile à prévoir. Cet effet ne s'observe qu'en sapinière et cela est dû aux espèces compétitrices et rudérales que l'on retrouve dans ce domaine bioclimatique. Pourtant, les tills mésiques, un sol un peu moins fertile, ne produisent pas d'effet négatif comme les argiles mésiques. Il semble donc y avoir un seuil de fertilité de sol en sapinière. Au-delà de ce seuil, une fertilité élevée permet le développement rapide d'espèces compétitrices et rudérales et cela nuit aux résineux.

Deuxièmement, le modèle utilisé pour les hypothèses sur la fertilité du sol ne semble pas s'appliquer en pessière. En pessière, la compétition n'occupe pas la même importance qu'en sapinière, car les espèces qui nuisent au développement des résineux sont différentes (Tableau 1.10). Les éricacées nuisent à la croissance des résineux par interférence (Welden et Slausen, 1986) pour les nutriments dans le sol (Malik, 2003) alors que les sphaignes diminuent la productivité des peuplements (Simard et al., 2007). Ces plantes n'ont pas besoin d'une fertilité élevée pour s'établir et leurs effets se font

ressentir surtout au niveau de la croissance et non lors de l'établissement. Ainsi, contrairement aux peuplements en sapinière, les perturbations qui nuisent au développement des éricacées et des sphaignes devraient augmenter la résilience du peuplement et non la diminuer. L'effet de la fertilité des sites devient alors obsolète et c'est plutôt l'intensité de perturbation qui est importante. Ceci souligne l'importance de tenir compte des spécificités de chaque écosystème lorsqu'on fait une analyse de la résilience, car les processus qui sont importants dans un écosystème ne le sont pas nécessairement dans un autre (Mäler et al., 2008).

Finalement, une augmentation de l'intensité de perturbation provoque une baisse de croissance tant en sapinière qu'en pessière. Cette baisse de croissance caractérise les dynamiques de régénération qui se traduit par peu de sites bien stockés qui sont en mesure de maintenir une bonne croissance pour tous les dépôts (Tableau 1.9). La résilience en plantation est donc mauvaise, car les résineux ont de la difficulté à croître. Alors c'est un grand risque d'affirmer que ces sites pourront reproduire la même productivité commerciale qu'auparavant. Les plantations ne seraient donc pas recommandables dans le but de maintenir la productivité d'un site à long terme.

1.6 Conclusion

Il est important de considérer la fertilité du sol et l'intensité de perturbation lorsqu'on veut maintenir la résilience d'un « ecosystem service provider ». En sapinière, une fertilité élevée peut diminuer la résilience alors qu'une faible fertilité le maintient. En pessière, la fertilité n'a pas d'effet, car la compétition aérienne n'est pas aussi importante qu'en sapinière. Ainsi, les spécificités de chaque écosystème sont importantes lorsqu'on évalue la résilience. Ici, en sapinière, lorsque la végétation compétitive est composée de compétiteurs et de rudérales, une fertilité élevée peut mener à un échec de régénération. Par contre, en pessière, les espèces qui nuisent au résineux sont différentes alors une fertilité élevée ne semble pas aussi importante au

niveau de la résilience. Cette étude démontre donc qu'il est primordial de connaître quel type de végétation compétitrice se retrouve sur un site aménagé dans le but de connaître les effets reliés à la fertilité et la perturbation. Dans un autre ordre d'idées, une augmentation de l'intensité de perturbation peut être négative au niveau de la résilience et du maintien de la régénération d'une forêt. En effet, les plantations diminuent la croissance tant dans la sapinière et la pessière et ce pour tous les types de dépôts.

1.7 Remerciements

Nous sommes reconnaissants envers le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie (CRSNG) et le Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies (FQRNT) ont fourni le financement pour ce projet. J'aimerais remercier mon directeur Daniel Kneeshaw et mon co-directeur, Alain Leduc, pour leur soutien durant la totalité de ce travail. Un merci particulier à Louis Dumas pour l'aide sur la base de données et à Tembec pour l'avoir fourni. Merci également aux membres du labo Kneeshaw.

1.8 Références

- Aerts, R. 1999. Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs et plant-soil feedbacks. *Journal of Experimental Botany* 50(330): 29-37.
- Balandier, P., Collet, C., Miller, J.H., Reynolds, P., et Zedaker, S. 2006. Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation. *Forestry* 79(1): 3-27.
- Baribault, T.W., et Kobe, R.K. 2011. Neighbour interactions strengthen with increased soil resources in a northern hardwood forest. *Journal of Ecology* 99(6): 1358-1372.
- Bennett, E., Cumming, G., et Peterson, G. 2005. A systems model approach to determining resilience surrogates for case studies. *Ecosystems* 8(8): 945-957.

- Benson, M.H., et Garmestani, A.S. 2011. Can we manage for resilience? The integration of resilience thinking into natural resource management in the United States. *Environmental Management* 48(3): 392-399.
- Bogdanski, B.E.C. 2008. Canada's Boreal Forest Economy: Economic and Socioeconomic Issues and Research Opportunities. Pacific Forestry Centre.
- Bormann, B., et Sidle, R. 1990. Changes in productivity and distribution of nutrients in a chronosequence at Glacier Bay National Park, Alaska. *Journal of Ecology*: 561-578.
- Bujold, M.-C. 2005. Changement de la composition forestière après opérations sylvicoles: une analyse des facteurs prédisposant à une conversion de la strate forestière prélevée. Mémoire de maîtrise en biologie. Université du Québec à Montréal, 66 p.
- Carpenter, S., Walker, B., Anderies, J.M., et Abel, N. 2001. From metaphor to measurement: resilience of what to what? *Ecosystems* 4(8): 765-781.
- Carpenter, S.R., Westley, F., et Turner, M.G. 2005. Surrogates for resilience of social-ecological systems. *Ecosystems* 8(8): 941-944.
- Chen, H.Y., et Wang, J.R. 2006. Post-harvest regeneration of lowland black spruce forests in northeastern Ontario. *New Forests* 31(2): 115-129.
- Craine, J.M. 2005. Reconciling plant strategy theories of Grime and Tilman. *Journal of Ecology* 93(6): 1041-1052.
- Cyr, G., et Thiffault, N. 2009. Long-term black spruce plantation growth and structure after release and juvenile cleaning: a 24-year study. *The Forestry Chronicle* 85(3): 417-426.
- Doucet, R., Ruel, J.-M., Jutras, S., Lessard, G., Pineau, M., Prigent, G., Thiffault, N. 2009. Sylviculture appliquée, Manuel de la foresterie, 2e éd. Éditions MultiMondes, p. 1147-1186
- Drever, C.R., Peterson, G., Messier, C., Bergeron, Y., and Flannigan, M. 2006. Can forest management based on natural disturbances maintain ecological resilience? *Canadian Journal of Forest Research* 36(9): 2285-2299.
- Farnden, C. 2010. Observations on relationships between regeneration stocking and yield. *Forest Ecology and Management* 260(9): 1507-1515.

- Feng, Z., Stadt, K.J., et Lieffers, V.J. 2006. Linking juvenile white spruce density, dispersion, stocking, and mortality to future yield. *Canadian Journal of Forest Research* 36(12): 3173-3182.
- Fenton, N., Lecomte, N., Légaré, S., et Bergeron, Y. 2005. Paludification in black spruce (*Picea mariana*) forests of eastern Canada: Potential factors and management implications. *Forest Ecology and Management* 213(1): 151-159.
- Fisher, R.F. et Binkley, D. 2000. *Ecology and management of forest soils* (3e édition). John Wiley and Sons Inc. 489 p.
- Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L., and Holling, C. 2004. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*: 557-581.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., and Bellmann, A. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85(9): 2630-2637.
- Goldberg, D.E. 1987. Neighborhood competition in an old-field plant community. *Ecology* 68(5): 1211-1223.
- Grace, J. 1991. A clarification of the debate between Grime and Tilman. *Functional Ecology* 5(5): 583-587.
- Greene, D., Kneeshaw, D., Messier, C., Lieffers, V., Cormier, D., Doucet, R., Coates, K., Groot, A., Grover, G., et Calogeropoulos, C. 2002. Modelling silvicultural alternatives for conifer regeneration in boreal mixedwood stands (aspen/white spruce/balsam fir). *The Forestry Chronicle* 78(2): 281-295.
- Grime, J. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist*: 1169-1194.
- Hamel, B.t., Bélanger, N., et Paré, D. 2004. Productivity of black spruce and jack pine stands in Quebec as related to climate, site biological features and soil properties. *Forest Ecology and Management* 191(1): 239-251.
- Hangs, R.D., Knight, J.D., et Van Rees, K.C. 2002. Interspecific competition for nitrogen between early successional species and planted white spruce and jack pine seedlings. *Canadian Journal of Forest Research* 32(10): 1813-1821.

- Hangs, R.D., Knight, J.D., et Van Rees, K.C. 2003. Nitrogen uptake characteristics for roots of conifer seedlings and common boreal forest competitor species. *Canadian Journal of Forest Research* 33(1): 156-163.
- Hart, S.A., et Chen, H.Y. 2006. Understory vegetation dynamics of North American boreal forests. *Critical Reviews in Plant Sciences* 25(4): 381-397.
- Harvey, B., et Brais, S. 2002. Effects of mechanized careful logging on natural regeneration and vegetation competition in the southeastern Canadian boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* 32(4): 653-666.
- Harvey, B.D., Leduc, A., et Bergeron, Y. 1995. Early postharvest succession in relation to site type in the southern boreal forest of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 25(10): 1658-1672.
- Harvey, B.D., Leduc, A., Gauthier, S., et Bergeron, Y. 2002. Stand-landscape integration in natural disturbance-based management of the southern boreal forest. *Forest Ecology and Management* 155(1): 369-385.
- Havstad, K.M., Peters, D.P., Skaggs, R., Brown, J., Bestelmeyer, B., Fredrickson, E., Herrick, J., et Wright, J. 2007. Ecological services to and from rangelands of the United States. *Ecological Economics* 64(2): 261-268.
- Holling, C.S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 1-23.
- Holling, C.S., et Meffe, G.K. 1996. Command and control and the pathology of natural resource management. *Conservation Biology* 10(2): 328-337.
- Inouye, R.S., Byers, G.S., et Brown, J.H. 1980. Effects of predation and competition on survivorship, fecundity, and community structure of desert annuals. *Ecology*: 1344-1351.
- Jobidon, R. 1995. Autécologie de quelques espèces de compétition d'importance pour la régénération forestière au Québec : Revue de littérature. Direction de la recherche forestière, Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Québec 180p.
- Jobidon, R., Roy, V., et Cyr, G. 2003. Net effect of competing vegetation on selected environmental conditions and performance of four spruce seedling stock sizes after eight years in Québec (Canada). *Annals of Forest Science* 60(7): 691-699.

- Keenan, R.J., et Kimmins, J. 1993. The ecological effects of clear-cutting. *Environmental Reviews* 1(2): 121-144.
- Kremen, C., et Ostfeld, R.S. 2005. A call to ecologists: measuring, analyzing, and managing ecosystem services. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3(10): 540-548.
- Küßner, R., Reynolds, P.E., et Bell, F.W. 2000. Growth response of *Picea mariana* seedlings to competition for radiation. *Scandinavian Journal of Forest Research* 15(3): 334-342.
- Lafleur, B., Fenton, N.J., Paré, D., Simard, M., et Bergeron, Y. 2010 (A). Contrasting effects of season and method of harvest on soil properties and the growth of black spruce regeneration in the boreal forested peatlands of eastern Canada. *Silva Fennica* 44(5): 799-813.
- Lafleur, B., Paré, D., Fenton, N.J., et Bergeron, Y. 2010 (B). Do harvest methods and soil type impact the regeneration and growth of black spruce stands in northwestern Quebec? *Canadian Journal of Forest Research* 40(9): 1843-1851.
- Laquerre, S., Leduc, A., et Harvey, B.D. 2009. Increased aspen cover in black spruce forests of north-western Quebec after clearcutting. *Ecoscience* 16(4): 483-491.
- Lavoie, M., Harper, K., Paré, D., et Bergeron, Y. 2007. Spatial pattern in the organic layer and tree growth: A case study from regenerating *Picea mariana* stands prone to paludification. *Journal of Vegetation Science* 18(2): 213-222.
- Lavoie, M., Paré, D., Fenton, N., Groot, A., et Taylor, K. 2005. Paludification and management of forested peatlands in Canada: a literature review. *Environmental Reviews* 13(2): 21-50.
- Mäler, K.-G., Aniyar, S., et Jansson, Å. 2008. Accounting for ecosystem services as a way to understand the requirements for sustainable development. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(28): 9501-9506.
- Mallik, A. 1996. Growth and physiological responses of Black Spruce (*Picea mariana*) to sites dominated by *Ledum groenlandicum*. *Journal of Chemical Ecology* 22(3): 575-585.
- Mallik, A. 2003. Conifer regeneration problems in boreal and temperate forests with ericaceous understory: role of disturbance, seedbed limitation, and keystone species change. *Critical Reviews in Plant Sciences* 22(3-4): 341-366.

- Mallik, A.U. 1999. Nutrient status of black spruce (*Picea mariana*[Mill.] BSP) forest soils dominated by *Kalmia angustifolia* L. *Acta Oecologica* 20(2): 87-92.
- Messier, C., Doucet, R., Ruel, J.-C., Claveau, Y., Kelly, C., et Lechowicz, M.J. 1999. Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research* 29(6): 812-823.
- Michel, J-P. 2010. Estimation opérationnelle de la fertilité des sols et évaluation des indices foliaires comme indicateur de suivi des réservoirs nutritifs des sols de la forêt boréale. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Montréal, 104 p.
- Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune. 2000. Normes d'inventaires forestier pour les strates forestières cartographiques inférieures à 7m de hauteur. Direction des inventaires forestiers, 137 pp.
- Nyström, M., Folke, C., and Moberg, F. 2000. Coral reef disturbance and resilience in a human-dominated environment. *Trends in Ecology & Evolution* 15(10): 413-417.
- Pickett, S.ã., Cadenasso, M., et Meiners, S. 2009. Ever since Clements: from succession to vegetation dynamics and understanding to intervention*. *Applied Vegetation Science* 12(1): 9-21.
- Pinno, B.D., Paré, D., Guindon, L., et Bélanger, N. 2009. Predicting productivity of trembling aspen in the Boreal Shield ecozone of Quebec using different sources of soil and site information. *Forest Ecology and Management* 257(3): 782-789.
- Pothier, D. 1996. Évolution de la régénération après la coupe de peuplements récoltés selon différents procédés d'exploitation. *The Forestry Chronicle* 72(5): 519-527.
- Prévost, M., et Dumais, D. 2003. Croissance et statut nutritif de marcottes, de semis naturels et de plants d'épinette noire à la suite du scarifiage: résultats de 10 ans. *Canadian Journal of Forest Research* 33(11): 2097-2107.
- Ruel, J. 1989. Importance de la régénération préexistante dans les forêts publiques du Québec. In *Annales des sciences forestières*. EDP Sciences. pp. 345-359.
- Ruel, J.-C., Horvath, R., Ung, C., et Munson, A. 2004. Comparing height growth and biomass production of black spruce trees in logged and burned stands. *Forest Ecology and Management* 193(3): 371-384.
- Saucier, J.P., Grondin, P., Robitaille, A., Gosselin, J., Morneau C., Richard, P.J.H., Brisson, J., Sirois L., Leduc, A., Morin, H., Thiffault, É., Gauthier S., Lavoie C. et

- Payette, S. 2009. *Écologie forestière, Manuel de Foresterie*, 2e éd. Éditions MultiMondes, p. 165-316
- Simard, M., Lecomte, N., Bergeron, Y., Bernier, P.Y., et Paré, D. 2007. Forest productivity decline caused by successional paludification of boreal soils. *Ecological Applications* 17(6): 1619-1637.
- Thevathasan, N.V., Reynolds, P.E., Kuessner, R., et Bell, W.F. 2000. Effects of controlled weed densities and soil types on soil nitrate accumulation, spruce growth, and weed growth. *Forest Ecology and Management* 133(1): 135-144.
- Thiffault, N., Titus, B.D., et Munson, A.D. 2004. Black spruce seedlings in a *Kalmia Vaccinium* association: microsite manipulation to explore interactions in the field. *Canadian Journal of Forest Research* 34(8): 1657-1668.
- Titus, B.D., Sidhu, S.S., Mallik, A.U., 1995. A summary of some studies on *Kalmia angustifolia* L.: a problem species in Newfoundland forestry. Inf. Report N-X-296. Natural Resources Canada, Can. For. Serv., St. John's, Newfoundland, 68 pp.
- Veillette, J. 1994. Evolution et paleohydrology of glacial lakes Barlow and Ojibway. *Quaternary Science Reviews* 13(9): 945-971.
- Welden, C.W., et Slauson, W.L. 1986. The intensity of competition versus its importance: an overlooked distinction and some implications. *Quarterly Review of Biology*: 23-44.
- Yamasaki, S.H., Fyles, J.W., Egger, K.N., et Titus, B.D. 1998. The effect of *Kalmia angustifolia* on the growth, nutrition, and ectomycorrhizal symbiont community of black spruce. *Forest Ecology and Management* 105(1): 197-207.
- Zellmer, S., et Gunderson, L. 2008. Why resilience may not always be a good thing: lessons in ecosystem restoration from Glen Canyon and the Everglades. *Neb. L. Rev.* 87: 89

APPENDICE A

A.1 Grappes d'échantillonnage

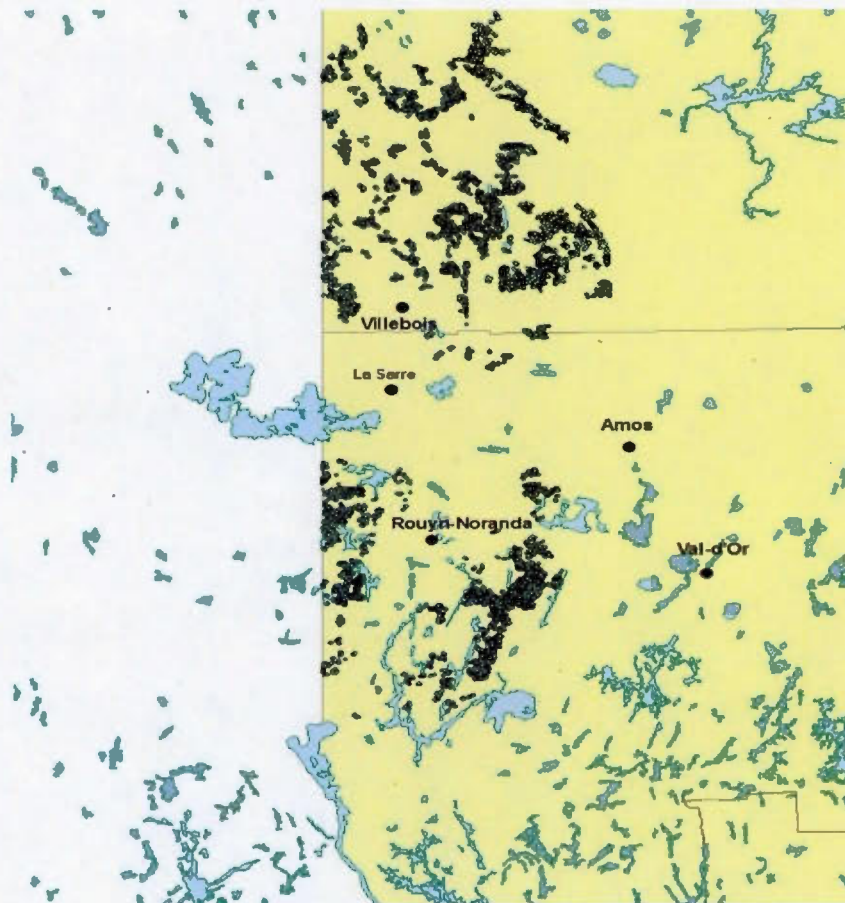


Figure A.1 Localisation des grappes d'échantillonnage. Les grappes au nord sont dans la pessière à mousses et les grappes au sud dans la sapinière à bouleau blanc

APPENDICE B

B.1 Virée d'inventaire

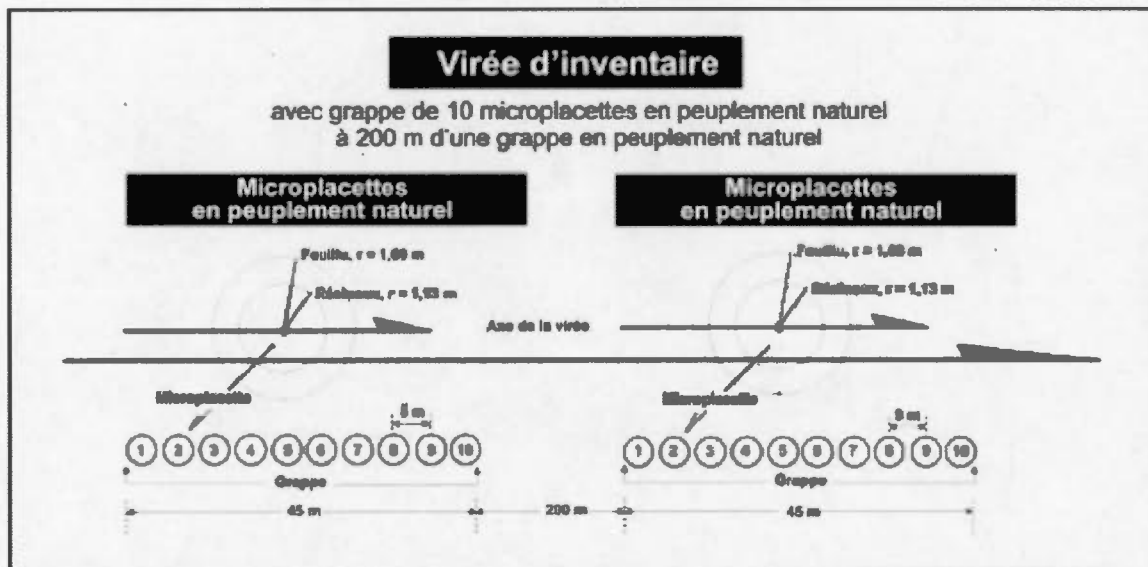


Figure B.1 Disposition des microplacettes en grappes d'échantillonnage sur virée d'inventaire

CONCLUSION GÉNÉRALE

L'objectif de cette étude est d'utiliser la théorie de la résilience et du cycle adaptatif pour identifier certains facteurs qui pourraient permettre de maintenir la production de la matière ligneuse commerciale dans des écosystèmes forestiers. Le cycle adaptatif a permis d'établir que les écosystèmes forestiers étaient vulnérables après les coupes forestières. Ce constat a permis de focaliser sur les facteurs qui pourraient influencer le comportement des écosystèmes forestiers lors de leur phase de réorganisation qui suit les coupes forestières. Cette étude a été effectuée dans deux écosystèmes différents de la forêt boréale, soit les domaines bioclimatiques de la sapinière à bouleau blanc de l'ouest et la pessière à mousses de l'ouest.

Le premier défi de cette étude a été de trouver une manière d'évaluer la résilience. Pour ce faire, l'approche opérationnelle de la résilience a d'abord été effectuée (Carpenter *et al.*, 2001; Brand et Jax, 2007). Cela a permis de conclure qu'un écosystème forestier, pour être jugé résilient au niveau de sa production de bois commercial, devrait être en mesure de maintenir cette production à la suite d'un traitement sylvicole dans un temps correspondant à une révolution normale pour un peuplement donné. Ainsi, c'est la productivité de l'écosystème, après perturbation, qui devait se maintenir pour affirmer qu'un peuplement demeure résilient. Le deuxième défi était d'obtenir des données qui pouvaient permettre de couvrir un grand territoire. Une base de données d'inventaires après coupe, effectué 7 à 10 ans après coupe, nous a permis de couvrir leur territoire de coupe se retrouvant dans les domaines bioclimatiques de la sapinière et la pessière. Par contre, cet inventaire ne permet pas de mesurer directement la productivité des arbres à valeur commerciale, même s'il permet de couvrir un large territoire. Ainsi, il a fallu concevoir une manière d'évaluer la future productivité du peuplement.

La première mesure que nous avons utilisée est le stocking. Ce facteur permet d'avoir une idée du recrutement. Il est facile à utiliser pour le MRNF et les compagnies forestières et, surtout, est compatible avec le concept de seuil propre à la résilience. En effet, un seuil de 60 % est considéré comme acceptable pour assurer un bon stocking dans les quadras de 4m² (Greene et al. 2002). Par contre, même si le stocking est considéré suffisant pour prédire la récolte future (Greene *et al.*, 2002; Feng *et al.*, 2006; Farnden, 2009), d'autres croient que des sites biens stockés pourraient s'avérer improductifs si la croissance est insuffisante, notamment dans les forêt d'épinette noire retrouvées en pessière (Chen et Wang, 2006). Pour être en mesure de parler de succès de la régénération, il faut donc tenir compte de la croissance en hauteur des semis de résineux (Chen et Wang, 2006). Ainsi, nous avons choisi de vérifier la croissance des semis en vérifiant la hauteur pour développer notre indice. En regardant ces deux mesures simultanément, il a été possible de porter un jugement sur la résilience des écosystèmes forestiers dans cette étude.

Une fois l'indice de résilience établi, il était possible de comparer la résilience entre les sites de manière à découvrir si des facteurs externes pouvaient l'influencer. Puisque l'indice de résilience contenait des données sur le recrutement et la croissance, il fallait connaître ce qui pouvait influencer ces deux facteurs. La compétition par des espèces indésirables pouvait clairement avoir beaucoup d'impact sur la régénération des résineux dans notre aire étude telle que montré par certains échecs de régénération (Harvey et Brais, 2002). L'objectif de cette étude était de trouver quels facteurs pouvaient influencer la résilience dans une perspective d'aménagement dans le but de maintenir un ESP donné sans utiliser la méthode « command & control » (Holling et Meffe, 1996; Kremen et Ostfeld., 2005). Ainsi, le plus important est de connaître les caractéristiques de la forêt qui favorisent l'établissement de la compétition versus ceux qui ne la favorisent pas. C'est la raison pour laquelle nous avons évalué l'effet de la fertilité du sol, ainsi que de l'intensité de perturbation.

L'originalité de cette étude réside dans plusieurs aspects. Premièrement, elle montre que la théorie de la résilience et du cycle adaptatif peuvent être utilisés dans une perspective d'aménagement, même s'il a récemment été question de la difficulté d'appliquer la résilience dans ce contexte (Beson et Garmestani, 2010; Park, 2011). Nous avons utilisé des indicateurs de résilience pour nous prononcer sur la résilience d'un écosystème de manière à faciliter nos analyses pour qu'elles soient applicables en aménagement forestier (Cumming *et al.*, 2005; Bennet *et al.*, 2005; Carpenter *et al.*, 2005; Nyström *et al.*, 2008). En effet, les aménagistes doivent pouvoir appliquer directement l'indice et le mesurer régulièrement. Malgré tout, une fois ces indicateurs établis, il est difficile de mesurer le seuil de transition qu'un écosystème doit franchir avant de tomber dans un état indésirable (Carpenter *et al.*, 2005). Souvent, le seul moyen de connaître ce seuil est de le franchir, alors des inférences indirectes sur la résilience sont souvent l'unique méthode pour évaluer celle-ci (Bennet *et al.* 2005). Dans notre étude, le stocking était idéal parce qu'il y avait déjà un seuil établi.

Plus précisément, les résultats obtenus en sapinière montrent que notre indicateur de résilience était pertinent et qu'il possible de faire des inférences indirectes sur le seuil. Dans notre étude, deux combinaisons de dépôt-drainage étaient considérés comme fertiles, soit les argiles mésiques et les tills mésiques. Pourtant, le stocking et la croissance diffèrent entre ces deux dépôts. Les argiles mésiques produisent peu de sites à succès et sont donc considérées comme n'étant pas un dépôt qui permettrait de maintenir la résilience en sapinière. Les tills mésiques, eux, produisent beaucoup de sites à succès et sont donc considérés comme résilients. Ceci est une démonstration concrète en rapport à l'existence de seuil dans des phénomènes écologiques (Groffman *et al.*, 2006). La fertilité affecte la résilience, mais seulement pour les dépôts les plus fertiles alors il ne faut pas effectuer de la coupe forestière au-delà d'un certain seuil de fertilité.

La deuxième originalité de cette étude est qu'il est possible de faire des suggestions aux aménagistes forestiers qui leur permettraient de promouvoir la résilience. Comme mentionné ci-haut, les argiles mésiques sont trop fertiles pour maintenir la résilience dans des écosystèmes forestiers comme la sapinière à bouleaux blancs. Par contre, les autres dépôts étudiés ici permettraient le maintien de la résilience, car ils produisent suffisamment de sites à succès. Le till mésique, le seul milieu fertile qui permet de maintenir la résilience sans intervention serait donc le meilleur milieu à recommander pour une coupe forestière. Il produit la meilleure croissance de tous les dépôts tout en maintenant des sites à succès. Il est donc très important de considérer la fertilité du sol lorsqu'on veut faire de l'aménagement forestier. Si on veut aménager sur les sols les plus fertiles (argiles mésiques), il faut être prêt à dépenser beaucoup d'argent et d'énergie pour contrôler la végétation compétitive, ce qui est fait notamment dans les plantations (Jobidon *et al.*, 2003). Notre hypothèse comme quoi une fertilité du sol plus élevée diminuerait la résilience a donc pu être confirmée.

Dans un autre ordre d'idées, l'intensité de perturbation affecte également la résilience des écosystèmes forestiers. En effet, en sapinière, le traitement sylvicole causant la plus grande perturbation, soit les plantations, diminue considérablement la croissance et ce pour tous les dépôts (à l'exception des tills mésiques, le type de dépôt le plus résilient). Ainsi, la résilience se voit diminuer en plantation, car ces dernières ne permettent pas aux semis de résineux de bien croître. Pour maintenir la résilience, les aménagistes devraient alors réduire au maximum les sites plantés, sauf dans le cas des sites sur types de dépôt les plus résilients où la croissance demeure bonne malgré une perturbation plus intense.

Finalement, la troisième originalité de cette étude réside dans le fait que nos hypothèses ont été testées dans deux écosystèmes différents, gérés par les mêmes aménagistes. Les résultats sont différents pour les deux écosystèmes, ce qui souligne l'importance de

tenir compte de la spécificité de chaque écosystème lorsque l'on analyse la résilience. La pessière, qui est située au nord de la sapinière, ne suit pas les mêmes dynamiques écologiques que la sapinière. Ces dynamiques seraient différentes particulièrement à cause de la dimension et la sévérité des feux (Bergeron, 2004), l'abondance et la reproduction du sapin et l'histoire postglaciaire (Messaoud, Bergeron et Leduc, 2007). Ceci affecte alors la distribution des différents dépôts de surface en pessière, ainsi que la végétation problématique qui s'y trouve. En pessière, il y a une plus grande abondance relative de sols hydromorphes et d'argiles subhydriques et la végétation problématique est surtout composée d'éricacées et de sphaignes. Puisque les feux sont moins fréquents dans cet écosystème (Bergeron, 2004), ces espèces sont abondantes et causent des problèmes de productivité des peuplements (Simard *et al.*, 2007) avant même qu'il n'y ait une coupe forestière. Ainsi, le modèle que nous avons développé pour nos hypothèses sur la fertilité du sol et l'intensité de perturbation, qui sont basés sur les opportunités créées par ces deux facteurs pour les espèces compétitives, est invalidé en pessière. Originellement, l'idée de vérifier deux écosystèmes différents provenait de l'hypothèse selon laquelle il y aurait des différences dans les réponses de régénération. En effet, l'idée était que les perturbations les plus intenses (plantations) causeraient plus de problèmes dans le sud (sapinière) que dans le nord (pessière), car le nord est considéré comme un milieu moins fertile. Ainsi, nous pensions qu'il y aurait moins de compétition dans le nord que dans le sud et que l'effet de la fertilité serait moins important au nord. Les résultats montrent les difficultés de régénération dans la sapinière, mais en pessière la fertilité n'a pas vraiment d'effet. Il semble donc que nos attentes à ce niveau étaient fondées. Cela est dû aux différences dans les dynamiques entre les deux écosystèmes. C'est pour cette raison que nos résultats ne nous permettent pas de porter un jugement sur la résilience en pessière.

Par contre, cela souligne un point intéressant, c'est-à-dire que considérer les spécificités de chaque écosystème est primordial en aménagement. En effet, en

général, les aménagistes forestiers au Québec ne considèrent généralement qu'un modèle pour leur aménagement. Généralement, les sites les plus fertiles sont ceux qui auront la meilleure productivité future et si jamais il y a un échec de régénération, cela est dû à la compétition. Dans ces sites, un traitement pour éliminer la compétition est effectué et une plantation est effectuée pour rendre le site productif. Pourtant, nos résultats en sapinière montrent que ce modèle ne fonctionne pas puisque les sites les plus fertiles offrent trop de ressources aux compétiteurs. Pour que ce modèle fonctionne, il faut intervenir et revenir au modèle de « command and control ». Par ailleurs, en pessière, ce modèle est simplement aberrant, car la compétition n'y joue pas le même rôle. Ainsi, cette étude démontre que, pour aménager la pessière à mousse de manière à préserver sa résilience, il faut élaborer un nouveau modèle d'aménagement basé sur les spécificités écologiques de cette région. Il a récemment été reconnu que la tendance naturelle à la paludification en pessière cause des problèmes de productivité des peuplements (Simard *et al.*, 2007) et que, pour contrer ce problème, il faut perturber l'écosystème pour empêcher l'entourbement, notamment en perturbant le sol (Lafleur *et al.*, 2010 CJFR).

En conclusion, il est important de mentionner les limites de cette étude. D'abord, l'indice que nous avons utilisé pour mesurer la résilience n'a été pris qu'à un temps donné, soit 7 à 10 ans après la coupe. Il n'y a donc pas de répliqués de ces mesures sous une échelle temporelle. Cela peut être problématique, car il est possible que les effets soit mommentanés et que ces derniers se dissiperont avec le temps (Haeussler *et al.*, 2004). Il serait donc intéressant de retourner sur certains sites dans pour vérifier dans un certain nombre d'années si les effets sont toujours présents. En second lieu, la résilience est étudiée dans un cadre très précis, soit le maintien d'un ESP en particulier (Walker *et al.*, 2009). Or, il faut reconnaître que la résilience peut toucher à beaucoup d'autres aspects lorsqu'il est question d'écosystèmes forestiers. Ici, il n'est pas question de biodiversité, de changements climatiques, d'insectes ravageurs ou de tout autre

facteur qui sont importants dans les écosystèmes forestiers (Peterson *et al.*, 1998; Elmsvisq *et al.*, 2003; Folke *et al.*, 2004; Drever *et al.*, 2006). Par contre, cela ne veut pas dire que notre étude n'est pas importante. Celle-ci permet de considérer la théorie de la résilience dans une perspective d'aménagement, chose qui reste difficile à implanter dans les institutions d'aménagement (Benson et Garmestani, 2011). Ainsi, nous pensons avoir montré l'utilité de la théorie de la résilience pour l'aménagement de services écosystémiques malgré le cadre précis de notre étude.

RÉFÉRENCES GÉNÉRALES

- Aerts, R. 1999. Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. *Journal of Experimental Botany* 50(330): 29-37.
- Bennett, E., Cumming, G., and Peterson, G. 2005. A systems model approach to determining resilience surrogates for case studies. *Ecosystems* 8(8): 945-957.
- Benson, M.H., and Garmestani, A.S. 2011. Can we manage for resilience? The integration of resilience thinking into natural resource management in the United States. *Environmental management* 48(3): 392-399.
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Flannigan, M., and Kafka, V. 2004. Fire regimes at the transition between mixedwood and coniferous boreal forest in northwestern Quebec. *Ecology* 85(7): 1916-1932.
- Bogdanski, B.E.C. 2008. Canada's Boreal Forest Economy: Economic and Socioeconomic Issues and Research Opportunities. Pacific Forestry Centre.
- Brand, F.S., and Jax, K. 2007. Focusing the meaning(s) of resilience: resilience as a descriptive concept and a boundary object. *Ecology and Society* 12(1): 23.
- Burke, M.T., Grime J. Philip. 1996. An Experimental Study of Plant Community Invasibility. *Ecology* 77(3): 776-790.
- Carpenter, S., Walker, B., Anderies, M.J., and Abel, N. 2001. From Metaphor to Measurement : Resilience of What to What ? *Ecosystems* 4(8): 765-781.
- Carpenter, S.R., Westley, F., and Turner, M.G. 2005. Surrogates for resilience of social-ecological systems. *Ecosystems* 8(8): 941-944.
- Chen, H.Y.H., and Wang, J.R. 2006. Post-harvest Regeneration of Lowland Black Spruce Forests in North eastern Ontario. *New Forests* 31(2): 115-129.
- Craine, J.M. 2005. Reconciling plant strategy theories of Grime and Tilman. *Journal of Ecology* 93(6): 1041-1052.
- Craine, J.M. 2007. Plant strategy theories: replies to Grime and Tilman. *Journal of Ecology* 95(2): 235-240.

- Cumming, G., Barnes, G., Perz, S., Schmink, M., Sieving, K., Southworth, J., Binford, M., Holt, R., Stickler, C., and Van Holt, T. 2005. An exploratory framework for the empirical measurement of resilience. *Ecosystems* 8(8): 975-987.
- Drever, C.R., Peterson, G., Messier, C., Bergeron, Y., and Flannigan, M. 2006. Can forest management based on natural disturbances maintain ecological resilience? *Canadian Journal of Forest Research* 36(9): 2285-2299.
- Elmqvist, T., Folke, C., Nyström, M., Peterson, G., and Bengtsson, J. 2003. Response Diversity, Ecosystem Change and Resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1(9): 488-494.
- Farnden, C. 2010. Observations on relationships between regeneration stocking and yield. *Forest Ecology and Management* 260(9): 1507-1515.
- Feng, Z., Stadt, K.J., and Lieffers, V.J. 2006. Linking juvenile white spruce density, dispersion, stocking, and mortality to future yield. *Canadian Journal of Forest Research* 36(12): 3173-3182.
- Folke, C. 2006. Resilience: The emergence of a perspective for social-ecological systems analyses. *Global Environmental Change* 16(3): 253-267.
- Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L., and Holling, C.S. 2004. Regime Shifts, Resilience, and Biodiversity in Ecosystem Management. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35: 557-581.
- Goldberg, D.E. 1987. Neighborhood Competition in an Old-Field Plant Community. *Ecology* 68(5): 1211-1223.
- Grace, J.B. 1991. A Clarification of the Debate Between Grime and Tilman. *Functional Ecology* 5(5): 583-587.
- Grime, J. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American naturalist*: 1169-1194.
- Grime, J.P. 2007. Plant strategy theories: a comment on Craine (2005). *Journal of Ecology* 95(2): 227-230.
- Groffman, P.M., Baron, J.S., Blett, T., Gold, A.J., Goodman, I., Gunderson, L., Levinson, B.M., Palmer, M.A., Paerl, H.W., Peterson, G., Poff, L.N., Rejeski, D.W., Reynolds, J.F., Turner, M.G., Weathers, K.C., and Wiens, J. 2006. Ecological

- Thresholds : The Key to Successful Environmental Management or an Important Concept with No Practical Application ? *Ecosystems* 9(1): 1-13.
- Gunderson, L. 2000. Ecological Resilience-- In Theory and Application. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 425-439.
- Harvey, B., and Brais, S. 2002. Effects of mechanized careful logging on natural regeneration and vegetation competition in the southeastern Canadian boreal forest. *Canadian journal of forest research* 32(4): 653-666.
- Hart, S.A., and Chen, H.Y.H. 2006. Understory Vegetation Dynamics of North American Boreal Forests. *Critical Reviews in Plant Sciences* 25(4): 381-397.
- Haeussler, S., Bartemucci, P., and Bedford, L. 2004. Succession and resilience in boreal mixedwood plant communities 15-16 years after silvicultural site preparation. *Forest Ecology and Management* 199(2): 349-370.
- Havstad, K.M., Peters, D.P., Skaggs, R., Brown, J., Bestelmeyer, B., Fredrickson, E., Herrick, J., and Wright, J. 2007. Ecological services to and from rangelands of the United States. *Ecological Economics* 64(2): 261-268.
- Holling, C.S. 1973. Resilience and Stability of Ecological Systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 1-23.
- Holling, C.S., and Meffe, G.K. 1996. Command and Control and the Pathology of Natural Resource Management. *Conservation Biology* 10(2): 328-337.
- Hotes, S., Grootjans, A.P., Takahashi, H., Ekschmitt, K., and Poschlod, P. 2010. Resilience and alternative equilibria in a mire plant community after experimental disturbance by volcanic ash. *Oikos* 119(6): 952-963.
- Inouye, R.S., Byers, G.S., and Brown, J.H. 1980. Effects of Predation and Competition on Survivorship, Fecundity and Community Structure of Desert Annuals. *Ecology* 61(6): 1344-1351.
- Kremen, C., and Ostfeld, R.S. 2005. A call to ecologists: measuring, analyzing, and managing ecosystem services. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3(10): 540-548.
- Lafleur, B., Fenton, N.J., Paré, D., Simard, M., and Bergeron, Y. 2010. Contrasting effects of season and method of harvest on soil properties and the growth of black

- spruce regeneration in the boreal forested peatlands of eastern Canada. *Silva Fennica* 44(5): 799-813.
- Lafleur, B., Pare, D., Fenton, N.J., and Bergeron, Y. 2010. Do harvest methods and soil type impact the regeneration and growth of black spruce stands in northwestern Quebec? *Canadian Journal of Forest Research* 40(9): 1843-1851.
- Maler, K.G., Aniyar, S., and Jansson, A. 2008. Ecosystem Services Special Feature: Accounting for ecosystem services as a way to understand the requirements for sustainable development. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(28): 9501-9506.
- Messaoud, Y., Bergeron, Y., and Leduc, A. 2007. Ecological factors explaining the location of the boundary between the mixedwood and coniferous bioclimatic zones in the boreal biome of eastern North America. *Global Ecology and Biogeography* 16(1): 90-102.
- Millenium EcosystemAssesment. 2005. Ecosystems and human well-being : biodiversity synthesis. World Resources Institute, Washington, DC.
- Nyström, M., Folke, C., and Moberg, F. 2000. Coral reef disturbance and resilience in a human-dominated environment. *Trends in Ecology& Evolution* 15(10): 413-417.
- Nyström, M., Graham, N., Lokrantz, J., and Norström, A.V. 2008. Capturing the cornerstones of coral reef resilience: linking theory to practice. *Coral Reefs* 27(4): 795-809.
- Park, A. 2011. Beware paradigm creep and buzzword mutation. *The Forestry Chronicle* 87(3): 337-344.
- Peterson, G., Allen, C.R., and Holling, C.S. 1998. Ecological Resilience, Biodiversity, and Scale. *Ecosystems* 1(1): 6-18.
- Pickett, S.ã., Cadenasso, M., and Meiners, S. 2009. Ever since Clements: from succession to vegetation dynamics and understanding to intervention*. *Applied Vegetation Science* 12(1): 9-21.
- Puerta-Piñero, C., Brotons, L., Coll, L., and González-Olabarría, J.R. 2011. Valuing acorn dispersal and resprouting capacity ecological functions to ensure Mediterranean forest resilience after fire. *European Journal of Forest Research*.

- Rydgren, K., Okland, R.H., and Hestmark, G. 2004. Disturbance Severity and Community Resilience in a Boreal Forest. *Ecology* 85(7): 1906-1915.
- Simard, M., Lecompte, N., Bergeron, Y., Bernier, P.Y., and Paré, D. 2008. Forest Productivity Decline Caused by Successional Paludification of Boreal Soils. *Ecological Applications* 17(6): 1619-1637.
- Tilman, D. 1977. Resource Competition between Plankton Algae: An Experimental and Theoretical Approach. *Ecology* 58(2): 338-348.
- Tilman, D. 1985. The Resource-Ratio Hypothesis of Plant Succession. *The American Naturalist* 125(6): 827-852.
- Tilman, D. 2007. Resource competition and plant traits: a response to Craine et al. 2005. *Journal of Ecology* 95(2): 231-234.
- Walker, B., Holling, C.S., Carpenter, S.R., and Kinzig, A. 2004. Resilience, Adaptability and Transformability of Ecological Systems. *Ecology and Society* 9(2).
- Walker, B.H., Abel, N., Anderies, J.M., and Ryan, P. 2009. Resilience, adaptability, and transformability in the Goulburn-Broken Catchment, Australia. *Ecology and Society* 14(1): 12.
- Welden, C.W., and Slauson, W.L. 1986. The Intensity of Competition Versus its Importance : An Overlooked Distinction and Some Implications. *The Quarterly Review of Biology* 61(1): 23-44.